LANE MEDICAL LIBRARY STANFORD OLD
F34 .A13
4
Lehrbuch der Physiologie in Vorlesungen
24503098374

E. Abderhalden

Lehrbuch der Physiologie

IV. Teil

URBAN & SCHWARZENBERG
BERLIN-WIEN

LANE
MEDICAL LIBRARY
LEVI COOPER LANE FUND

Lehrbuch der Physiologie

IV. Teil

Lehrbuch der Physiologie

In Vorlesungen

Von

Emil Abderhalden

o. ö. Prof. und Direktor des physiologischen Institutes der Universität Halle a. S.

IV. Teil

Die motorischen Systeme. — Eigenschaften und Funktionen des peripheren Nervensystems und des Muskelgewebes und die mit den letzteren verknüpften Erscheinungen. — Auswirkungen der Muskulatur an Skelettanteilen. — Reflexsysteme. — Die Großhirnrinde als eine Zusammenfassung von Einzelorganen mit besonderen Aufgaben. — Funktionen des Zentralnervensystems.

Mit 211 zum Teil mehrfarbigen Abbildungen im Text und einer farbigen Tafel.

URBAN & SCHWARZENBERG

BERLIN N 24
Friedrichstraße 105b

1927

WIEN I
Mahlerstraße 4

LANE MEDICAL LIBRARY

Alle Rechte, einschließlich das Recht der Übersetzung in die russische Sprache vorbehalten.

Printed in Austria.
Copyright 1927 by Urban & Schwarzenberg, Berlin und Wien.
Druck: Christoph Reisser's Söhne, Wien V.

Vorwort und Nachwort.

Mit dem vorliegenden vierten Bande findet das Lehrbuch der Physiologie seinen Abschluß. Es bildet mit Band 1 und 2 des Lehrbuches der physiologischen Chemie eine Einheit. Das ganze Werk stellt den Versuch dar, das gesamte Geschehen in unserem Organismus im Zusammenhang und von einheitlichen Gesichtspunkten aus darzustellen. Überall sind durch zahlreiche Hinweise Brücken von Gebiet zu Gebiet geschlagen. Jede Einzelfunktion ist nach Vermittlung ihrer Kenntnis in das Gesamtgeschehen im Organismus hineingestellt. Jedes einzelne Organsystem ist entsprechend der morphologischen Zusammengehörigkeit als funktionelle Einheit behandelt. Es sind nicht die Sinnesorgane von jenen Anteilen des Nervengewebes getrennt, in denen ihre Funktion sich auswirkt. Ebensowenig ist das motorische System von den Erfolgsorganen, mit denen es unmittelbar zusammengehört, abgesondert zur Darstellung gekommen.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß die gewählte Darstellungsart manche Schwächen aufweist. Erst, nachdem die für jedes Gewebe besonderen Funktionen zur Darstellung gelangt sind, werden Kenntnisse vermittelt, die von grundlegender Bedeutung für jede einzelne Zelle sind. Zwar ist in Band 1 und insbesondere auch in Band 2 des Lehrbuches der physiologischen Chemie der Grund für das Verständnis der Stoffwechselvorgänge, der funktionellen Bedeutung des physikalisch-chemischen Zustandes des Zellinhaltes, der Ionenwirkung u. s. w. gelegt, jedoch wird erst in Band 4 des Lehrbuches der Physiologie von dem Erregungsvorgang, der Erregungsleitung und den mit beiden verknüpften Geschehnissen tiefer schürfend berichtet. Ebenso ist fortlaufend von Reflexvorgängen die Rede, jedoch wird erst im vorliegenden Bande auf sie selbst näher eingegangen. Man kann selbstverständlich alle Geschehnisse, die für alle Zellarten und für ungezählte Funktionen die gleiche Bedeutung haben, zusammenfassend als Befunde von grundlegender Bedeutung vorausschicken, und dann auf der geschaffenen Grundlage aufbauen. Man kann jedoch auch zunächst das Interesse für bestimmte Forschungen wecken, indem man Vorgänge schildert, die mehr oder weniger leicht zu beobachten oder auch schon bekannt sind, und kann sich dann Fragestellungen zuwenden, die erst dann das volle Interesse auf sich ziehen, wenn man erfährt, wie man zu ihrer Aufwerfung gekommen ist. Ihre Beantwortung nimmt dann das Interesse ohne weiteres gefangen.

Übrigens ist jede Vorlesung so gestaltet, daß sie ein für sich abgeschlossenes Ganzes darstellt. Es bleibt dem Leser unbenommen, das Studium des Lehrbuches an der Stelle aufzunehmen, die sein besonderes Interesse

67094

hat. An zahlreichen Punkten vermochte ich nur Anregungen zu geben und auf die das betreffende Gebiet behandelnde Literatur zu verweisen. Es galt vielfach Abgrenzungen zu schaffen, um den Umfang des Lehrbuches nicht noch weiter zu steigern, die nicht ohne weiteres gegeben sind. Es ist z. B. nicht auf den so wichtigen und interessanten Vorgang der Geburt eingegangen und doch vollziehen sich dabei in großer Zahl Geschehnisse, die von mannigfaltigen Gesichtspunkten aus unser Interesse fesseln. Ferner ist der Werdegang des Fötus in der funktionellen Ausbildung seiner Organe nur da und dort gestreift worden. Es hat sich die Gewohnheit herausgebildet, dieses so wichtige Gebiet in Forschung und Lehre im wesentlichen den Geburtshelfern zu überlassen. Es ist ferner nur beiläufig auf das Alter Rücksicht genommen worden. Wir haben kurzerhand die einzelnen Funktionen so geschildert, als bestünden keine „Alterserscheinungen", und doch ist es von größtem Interesse, das Wechselspiel der einzelnen Organe zueinander beim Kinde, beim Erwachsenen und bei betagten Personen kennenzulernen. Und so gibt es noch eine große Reihe von Lücken, die unausgefüllt bleiben mußten.

Besonders entsagungsvoll war für mich der Verzicht auf eine vergleichende Darstellung der Leistungen der einzelnen Organsysteme in der ganzen Tierreihe. Ich habe mich so weit als nur möglich auf den Organismus des Menschen beschränkt. Und doch bietet erst die Gegenüberstellung der Funktionen in verschiedenen Stadien der Entwicklung — onto- und phylogenetisch betrachtet — ein vollwertiges Fundament zum Verständnis einer großen Reihe von Vorgängen. Wie reizvoll ist es z. B. der Skelettentwicklung und Muskelanlage bei Tieren mit verschiedener Körperstellung und unterschiedlicher Verwendung der Extremitäten u. s. w. zu folgen! Insbesondere das Zentralnervensystem bietet eine Fülle der interessantesten Entwicklungsstufen. Dieser haben wir wiederholt gedacht. Ich mußte auf ein weiteres Ausholen verzichten, obwohl ich mir bewußt bin, dadurch dem ganzen errichteten Gebäude manche wichtige Strebe nicht eingefügt zu haben. Mir selbst ist die vergleichende Wissenschaft das Gegebene, habe ich doch jedes einzelne Studium, soweit das möglich war, vergleichend betrieben, angefangen von den Sprachen, der Geschichte, der Geographie u. s. w. bis zu allen biologischen Wissenschaften.

Es ist zum Ausdruck gebracht worden, daß das Lehrbuch für Studenten viel zu umfangreich sei. Hier liegt ein völliges Verkennen seines Zweckes vor. Es ist ausschließlich für Studierende verfaßt, d. h. für solche, die der Drang, tief in die Geschehnisse ihres Organismus einzudringen, mit unwiderstehlicher Gewalt packt und nicht mehr losläßt. Ihnen soll das Lehrbuch ein Führer sein. Aus diesem Grunde sind jeder Fragestellung zahlreiche Literaturangaben beigegeben. Sie sind besonders an den Stellen gehäuft, an denen Probleme bestimmter Art behandelt sind, die wohl mannigfache Deutungen, jedoch noch keine endgültige Klärung gefunden haben. Der Studierende, dem ein Werk Freund geworden ist, wird es immer wieder zu Rate ziehen. Er wird es nicht auswendig lernen und nicht den Versuch machen, ein großes totes Wissen anzuhäufen, vielmehr wird er dadurch, daß er vom bloßen Lernen weitgehend absieht, dagegen denkend die so mannigfaltigen Vorgänge in unserem Organismus kennen und dabei verstehen lernt, daß sie alle in irgendeiner Weise zusammen-

hängen, lebendiges Wissen in sich aufzunehmen, das in ihm ganz von selbst das Bestreben wach halten wird, den Fortschritten der Wissenschaft zu folgen. Er wird nicht ratlos dastehen, wenn er vernimmt, daß unser Wissen an dieser oder jener Stelle eine entscheidende Wendung genommen hat. Für ihn wird die Aufgabe einer Lehrmeinung nicht eine Unsicherheit und eine klaffende Lücke bedeuten, die ihm die Verbindung des seinerzeit Erlernten mit der Erkenntnis der Gegenwart unmöglich macht. Er wird vielmehr mit Begeisterung den Fackelträgern folgen, die in mühsamem Ringen das Licht der Erkenntnis, das ihnen eine weite Strecke von anderen Forschern vorangetragen worden ist, nun selbst in ein, wenn auch nur kleines Stück unbekannten Gebietes hineinleuchten lassen. Er wird verstehen, daß das Ableuchten eines kleinen Anteiles eines noch in weitem Ausmaße in Dunkel gehüllten Gebietes nicht dazu führen kann, mit einem Schlage seine ganze Umgebung zu erkennen. Es wird dann selbstverständlich, daß bei der immer weiter getriebenen Ausbreitung des Lichtes so manche Deutung von Vorgängen eine ganz andere Gestalt annimmt, als sie auf Grund einiger weniger Anhaltspunkte erdacht worden ist.

Der Arzt, der neben gründlichen morphologischen Kenntnissen auf dem Fundament der Funktionenlehre aufbauend seinen Beruf ausübt, geht als Forscher hinaus, um Organismen, deren Organe unter veränderten Bedingungen tätig sind, entsprechend der Ursache der von der Norm abweichenden Funktionen Hilfe zu bringen. Für ihn bedeutet jeder Kranke etwas Besonderes. Er wird infolgedessen immer wieder von der Mannigfaltigkeit der Erscheinungsweisen der einzelnen Erkrankungen und ihren Auswirkungen gefesselt sein. Für ihn wird es kein Organsystem geben, das für sich verändert sein kann, vielmehr wird er Ausschau nach Mitbeteiligungen anderer Systeme halten. Es wird ihm so jede Krankenuntersuchung zum Erlebnis werden, das seine Seele mitschwingen läßt, und ihm auch die Richtung weist, wie er eingreifen soll. Der Erfolg der Behandlung wird ihm neue Erfahrung bringen.

Die Physiologie stellt ein Forschungs- und Lehrgebiet von überwältigender Größe dar. Der Physiologe lauscht an der Quelle des Lebens. Er möchte sie gerne freilegen und erkennen, was in letzter Linie organische und anorganische Substanz in der Zustandsform, wie sie der Zelle eigen ist, zu jenen Leistungen verknüpft, die wir Lebensvorgänge nennen. Gibt es etwas Größeres, als in den ehrwürdigen Fußstapfen all jener Forscher zu wandeln, die unentwegt und trotz vieler herber Enttäuschungen unverdrossen den einen Weg gegangen sind, der zur Erkenntnis führt, nämlich immer weitere Verfeinerung der Methoden und immer schärfer umrissene Fragestellung gepaart mit dem Genium der Führerschaft auf dem so unendlich schwierigen Gebiete?! Derjenige, der beim Studium der Physiologie nicht von der Größe der vorliegenden Aufgaben ergriffen wird, und der nicht mit Macht darnach drängt, zu erfahren, wie durch unbekanntes Land von mannigfaltigen Seiten her Pfade angelegt worden sind, bis sie sich irgendwo trafen, und in dem Augenblick Zusammenhänge offenbart wurden, die bis dahin verborgen geblieben waren, ist nicht zum Arzte geboren.

Möchte das vorliegende Lehrbuch der Physiologie dem Fache neue Freunde werben und mit dazu beitragen, daß zu seinem Ausbau und

zur Verbreitung der gewonnenen Erkenntnisse viel mehr Stätten geschaffen werden, als zur Zeit vorhanden sind. Man zerschlage nicht das wundervolle, eine Einheit darstellende Fach in Teile, vielmehr schaffe man die Möglichkeit, die unmittelbaren Unterlagen, auf denen unser ganzes Forschen und Wissen auf dem Gebiete der Funktionenlehre sich aufbaut, in so vollkommener Weise als nur möglich auszugestalten. Dazu sind Stätten der Forschung und des Unterrichtes nötig, an denen physiologische Chemie und Physik mit ihren Grenzgebieten sich entwickeln können. Ferner bedürfen wir der Vertiefung der vergleichenden Physiologie. Die ganze Organismenwelt stellt ihrerseits eine Einheit dar. Es ist eine besonders reizvolle Aufgabe, festzustellen, in welchen Beziehungen die einzelnen Organismenarten zueinander stehen. Sie alle fügen sich in einer bestimmten Ordnung zu einem gewaltig großen Zellstaat zusammen. Je weiter wir unseren Blick streifen lassen, um so mehr vertieft sich unser Verständnis für Zusammenhänge aller Art im Weltgeschehen.

Blicke ich nun auf das zum Abschluß gekommene Werk zurück, dann hebt sich für mich ein Gewinn eindringlich hervor, und das ist der Umstand, daß ich selbst außerordentlich viel gelernt und viele weihevolle Stunden verlebt habe. Das Heben von so viel Schätzen kostbarsten Wissensgutes läßt das Herz höher schlagen. Ob es berechtigt war, das, was aus ungezählten Quellen zusammengetragen und so gut, als ich es vermochte, miteinander verknüpft worden ist, der Öffentlichkeit zu übergeben, müssen diejenigen entscheiden, die dazu berufen sind. Ich habe diese Frage zu spät an mich gerichtet. Sie wurde immer brennender, je mehr das Werk fortschritt. Wäre es nicht in einzelnen Bänden erschienen, und wäre dadurch nicht der Zwang entstanden, das angefangene Werk zu vollenden, so wäre es wohl zur Vollendung, jedoch kaum zur Ausgabe gekommen. Ich weiß sehr wohl, daß ich viel Nachsicht in Anspruch nehmen muß. Es ist immer ein Unterschied, ob man über Ergebnisse eines Gebietes berichtet, auf dem man, wenn auch nur in bescheidenem Ausmaße auf eigene Spuren trifft, oder aber solche schildert, die man ausschließlich im Lichte Anderer überblickt.

Zum Schlusse erfülle ich die freudige Pflicht den Inhabern der Verlagsbuchhandlung Urban und Schwarzenberg für das große Wagnis zu danken, ein so umfangreiches Lehrbuch der Physiologie herausgebracht zu haben — ein Wagnis, weil es niemals ein Studentenbuch sein kann, vielmehr immerdar auf das Interesse Studierender jeden Alters angewiesen sein wird.

Halle a. d. S., 25. Dezember 1926.

Emil Abderhalden.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Vorlesung 1.

Zentren und Bahnen, die in Beziehung zur quergestreiften Muskulatur stehen. Die cortico-bulbären und cortico-spinalen Systeme. Ihre Bedeutung und die Folgen ihrer Ausschaltung 1

Vorlesung 2.

Zentren und Bahnen, die in Beziehung zur quergestreiften Muskulatur stehen (Fortsetzung). Extrapyramidale Bahnen. Reziproke Innervation. Bedeutung der Bewegungsvorstellungen. Umstellung von motorischen Funktionen unter Neuknüpfung von Assoziationen 27

Vorlesung 3.

Zentren und Bahnen, die in Beziehung zur quergestreiften Muskulatur stehen (Fortsetzung). Die extrapyramidalen Systeme: Striatum, Pallidum, Corpus Luysi, Substantia nigra Soemmeringi, Kleinhirn und seine unmittelbaren Kerngebiete, Nucleus ruber und die Beziehungen dieser Kerngebiete untereinander, zum Thalamus, zur Großhirnrinde und zu den motorischen Vorderhornzellen 44

Vorlesung 4.

Zentren und Bahnen, die in Beziehung zur quergestreiften Muskulatur stehen (Fortsetzung). Die extrapyramidalen Systeme. Die Funktionen des Kleinhirns, des Nucleus ruber und der übrigen Anteile der genannten Systeme 71

Vorlesung 5.

Eigenschaften und Leistungen des peripheren Nervensystems. Der Aufbau des Nervensystems, sein Stoffwechsel und die besonderen Funktionen seiner Anteile. Erregbarkeit und Erregungsleitung. Der Erregungsstrom als Kennzeichen des erregten Zustandes. Die Latenzzeit. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung. Das Alles-oder-Nichts-Gesetz. Der refraktäre Zustand. Das Problem der Ermüdbarkeit der Nerven 103

Vorlesung 6.

Eigenschaften und Leistungen des peripheren Nervensystems (Fortsetzung). Versuche, in das Wesen der den Funktionen der Nerven zugrunde liegenden Vorgänge einzudringen. Hervorrufung des erregten Zustandes mittels qualitativ und quantitativ verschiedener Reize. Moment- und Zeitreize. Kardinalzeit. Nutzzeit. Chronaxie. Gesetz der polaren Erregung 140

Vorlesung 7. Seite

Eigenschaften und Leistungen des peripheren Nervensystems (Fortsetzung). Versuche, in das Wesen der den Funktionen der Nerven zugrunde liegenden Vorgänge einzudringen. Der Vorgang der Nervenerregung. Erregungsstrom. Ruhestrom. Negative Schwankung. Elektrotonus. Die Eckhard-Pflügersche Regel. Vorstellungen über das Zustandekommen des elektrotonischen Zustandes 167

Vorlesung 8.

Eigenschaften und Leistungen des peripheren Nervensystems (Fortsetzung). Versuche, in das Wesen der den Funktionen der Nerven zugrunde liegenden Vorgänge einzudringen. Der Vorgang der Nervenerregung. Das Geschehen an den Zellgrenzschichten. Änderungen ihrer Durchlässigkeit. Die Bedeutung der Erregungsströme. Der Eigenrhythmus der Nerven. Das Problem der Innervation. Elektrische Fische 192

Vorlesung 9.

Die Funktionen der Muskulatur. Ihr Bau und ihre Eigenschaften. Das Wesen des Verkürzungs- und Verlängerungs- (Kontraktions- und Erschlaffungs-) Vorganges. Der Zustand der Starre (Wärme- und Totenstarre und andere Starrearten) 218

Vorlesung 10.

Die Funktionen der Muskulatur (Fortsetzung). Das Verhalten des Muskelgewebes bei der Einwirkung von Reizen. Einzel- und Dauerkontraktion. Erregungsströme. Muskelton. Verlauf der Muskelkontraktion. Alles-oder-Nichts-Gesetz 250

Vorlesung 11.

Die Funktionen der Muskulatur (Fortsetzung). Verlauf der Längen- und Spannungskurven unter verschiedenen Bedingungen. Latenzzeit. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswelle. Besondere Eigenschaften der Sohlenplatte und des periterminalen Netzwerkes. Das Wesen der isotonischen, isometrischen und auxotonischen Muskelkontraktion. Summation der Zuckungen. Tetanus bei isotonischer und isometrischer Muskelkontraktion. Idiomuskulärer Wulst 272

Vorlesung 12.

Die Funktionen der Muskulatur (Fortsetzung). Leistung von Arbeit. Absolute Muskelkraft. Auswirkungen des Erregungszustandes im Muskelgewebe. Stoffwechselvorgänge, die in Beziehung zur Muskeltätigkeit stehen. Laktazidogenab- und -aufbau. Die anaërobe und aërobe Phase des mit der Kontraktion verknüpften Geschehens im Muskelgewebe . . . 297

Vorlesung 13.

Die Funktionen der Muskulatur (Fortsetzung). Die energetischen Vorgänge in der anaëroben und aëroben Phase der Muskeltätigkeit. Mechanischer Wirkungsgrad des Muskels. Ermüdung. Der Tonuszustand der glatten Muskulatur 321

Vorlesung 14.

Seite

Die Funktionen der Muskulatur (Fortsetzung). Der Tonuszustand der quergestreiften Muskulatur. Bedeutung ihrer sympathischen und parasympathischen Innervation. Muskelatrophie 340

Vorlesung 15.

Die besonderen Funktionen der Muskeln in ihren Beziehungen zum Skelett. Gliedermechanik. Die Funktion ein- und mehrgelenkiger Muskeln. Kettenwirkung von Muskeln. Aktive und passive Insuffizienz. Synergisten und Antagonisten in ihren gegenseitigen Beziehungen bei einzelnen Bewegungsvorgängen. Die verschiedenen Gelenkarten. Die Funktionen des Knochenmarkes. Der Feinbau des Knochengewebes 366

Vorlesung 16.

Die besonderen Funktionen der Muskeln in ihren Beziehungen zum Skelett (Fortsetzung). Stehen, Gehen, Laufen, Springen, Schwimmen des Menschen 400

Vorlesung 17.

Die Skelettmuskulatur als Erfolgsorgan bei Reflexvorgängen. Eigenreflexe. Die Entwicklung der Reflexe mit dem Fortschreiten des Ausbaues des Zentralnervensystems 429

Vorlesung 18.

Die Skelettmuskulatur als Erfolgsorgan bei Reflexvorgängen (Fortsetzung). Die zusammengesetzten, koordinierte Bewegungen auslösenden Reflexe. Reflexbeeinflussungen. Hemmungs- und Bahnungserscheinungen. Reflexumkehr 456

Vorlesung 19.

Bedingte Reflexe. Gewohnheiten. Instinkte. Überblick über den augenblicklichen Stand der Erforschung der Reflexvorgänge und damit von Funktionen des Zentralnervensystems. Bedeutung der Reflexvorgänge für den gesamten Organismus 492

Vorlesung 20.

Überblick über Bau und Funktionen der Großhirnrinde. Die Versorgung des Zentralnervensystems mit Blut. Die Bedeutung des Liquor cerebrospinalis 516

Vorlesung 21.

Weitere Funktionen des Zentralnervensystems. Die Leistungen der Regio frontalis. Sympathisches Nervensystem und Großhirnrinde. Einordnung der Funktionen der Einzelorgane der Großhirnrinde in deren Gesamtleistungen. Intelligenz und Gehirnentwicklung. Assoziationssysteme. Funktionen des Balkens 558

Vorlesung 22.

Seite

Weitere Funktionen des Zentralnervensystems (Fortsetzung). Reaktionszeit. Überblick über die Zusammenarbeit der verschiedenen im Zentralnervensystem vereinigten Teilsysteme. Höchstleistungen unseres Gehirnes. Gedächtnis. Schaffung neuer Vorstellungen aus Bewußtseinsinhalt heraus. Talente. Bedeutung der Persönlichkeit. Psyche und Körper. Einzelfunktionen in ihren Beziehungen zu Gesamtleistungen von Organsystemen und des gesamten Organismus. Anfangs- und Endzustand beim Ausfall von Anteilen des Gehirnes. Tier und Mensch ohne Großhirn in ihren Gesamtleistungen 586

Vorlesung 23.

Weitere Funktionen des Zentralnervensystems (Fortsetzung). Schlaf. Hypnose. Suggestion 605

Vorlesung 1.

Zentren und Bahnen, die in Beziehung zur quergestreiften Muskulatur stehen.

Die cortico-bulbären und cortico-spinalen Systeme. Ihre Bedeutung und die Folgen ihrer Ausschaltung.

Wir haben bereits von verschiedenen Gesichtspunkten aus Einblick in Beziehungen erhalten, die von mehreren Stellen des Zentralnervensystems aus zur quergestreiften Muskulatur unterhalten werden. Wir sprachen von Reflexvorgängen und erwähnten Übertragungen von Erregungen, die von Sinnesorganen der Haut und tiefer gelegener Gewebe durch die hinteren Wurzeln dem Rückenmark zugeleitet werden, auf Vorderhornzellen und erfuhren, daß von ihnen aus Nervenfasern zu quergestreiften Muskelzellen verlaufen. Weiterhin haben wir erkannt, daß von bestimmten Stellen der vorderen Zentralwindung Bahnen ausgehen, die Beziehungen zu ganz bestimmten Muskeln bzw. Muskelgruppen besitzen. Es sei an den Vorgang des Sprechens, Schreibens[1]), Kauens[2]) u. s. w. erinnert. Bei dieser Gelegenheit lernten wir die große Bedeutung von Zusammenfassungen von Bewegungsvorgängen an Hand von Bewegungsvorstellungen kennen. Besonders eingehend legten wir das bei der Erörterung des motorischen Sprachzentrums und auch beim Schreibzentrum dar[1]). Schließlich erfuhren wir dann noch, daß vom Mittelhirn abwärts ein kompliziertes System von Zentren und Bahnen eingebaut ist, das auf dem Wege von Reflexvorgängen komplizierte Stellungs- und Bewegungsvorgänge ermöglicht[3]). Bei dieser Gelegenheit lernten wir kennen, daß nicht nur Zellen der vorderen Zentralwindung Beziehungen zu Vorderhornzellen im Rückenmark besitzen, vielmehr vermittelt der rote Haubenkern auch solche. Endlich sei, um noch ein besonders wichtiges Beispiel von zentral zusammengefaßten Bewegungsvorgängen herauszuheben, an das in der Medulla oblongata gelegene Atemzentrum und an seine durch die spinale Atembahn vermittelte Beziehungen zu den bei der Atmung beteiligten Muskeln erinnert[4]). Unwillkürlich taucht vor uns auch die in vieler Beziehung analoge Organisation auf, die wir sowohl beim sympathischen, als auch beim parasympathischen Nervensystem kennengelernt haben. Auch bei diesen Systemen haben wir

[1]) Physiologie III, Vorlesung 14. — [2]) Physiologie I, Vorlesung 2. — [3]) Physiologie III, Vorlesung 23. — [4]) Physiologie II, Vorlesung 17.

Zentren, über die Erregungen auf motorische Bahnen zur Übertragung kommen, nur mit der Besonderheit einer weiteren peripheren Sicherung in Gestalt einer in die einzelne Bahn eingeschalteten Nervenzelle. Während bei den übrigen Systemen — dem sog. zerebralen und spinalen — die vollständige Abtrennung vom Rückenmark die völlige Lahmlegung der zugehörigen Erfolgsorgane bedeutet, so ist das, wie wir mehrfach erfahren haben, beim sympathischen und parasympathischen Nervensystem nicht der Fall[1]). Bei beiden können peripher gelagerte Nervenzellen in weitgehendem Maße zuvor von Rückenmarks- und auch höher gelegenen Zentren geleitete Funktionen erfolgreich übernehmen.

Versuche am Tier und insbesondere am Säugetier und Beobachtungen an Menschen, bei denen zentrale Anteile des motorischen Systems zerstört waren, haben mehr und mehr gezeigt, daß für die Leitung der Bewegungsvorgänge, soweit quergestreifte Muskulatur in Frage kommt, mehrere zentrale Stellen und Leitungsbahnen in Frage kommen. Es sei in dieser Richtung an die Beobachtung erinnert, daß z. B. Hunde ohne Großhirn stehen und gehen können[2]). Es genügt, wenn jenes oben erwähnte System von vom Mittelhirn aus abwärts eingebauten Zentren und Bahnen seine Tätigkeit entfaltet. Es fehlt allerdings in der ersten Zeit nach der Operation der innere Antrieb zur Ausführung von Bewegungen. Wird er durch äußere Reize ersetzt, dann erfolgen in überraschend gut koordinierter Weise Bewegungsvorgänge. Es ist nicht nur die Feststellung, daß die quergestreifte Muskulatur von mehreren Stellen aus Impulse erhalten kann, die zu Vorgängen führen, die äußerlich in Gestalt einer Verkürzung und Verdickung des einzelnen Muskels erkennbar sind, die eindringlich klargelegt hat, daß das Problem der Muskelinnervation nicht einfach liegt, vielmehr hat vor allem die Frage, welchen Einflüssen im einzelnen die quergestreifte Muskelfaser — das gleiche gilt auch für die glatte — vom Nervensystem aus unterliegt, uns vor Probleme mannigfaltiger Natur gestellt, die noch auf Jahre hinaus im Mittelpunkt des Interesses stehen werden, und die uns, wir mögen sie anpacken, von welcher Seite aus wir wollen, immer wieder eindringlich verkünden, wie außerordentlich kompliziert der ganze Mechanismus ist, der unsere gesamte Muskulatur beherrscht.

Der Muskel bzw. die einzelne Muskelzelle stellt das Erfolgsorgan für Vorgänge im motorischen System dar. An ihm beobachten wir die Wirksamkeit von Reizen. Lange Zeit fesselte das Interesse ausschließlich der Kontraktionsvorgang als solcher. Jetzt wissen wir, daß er nur einen Teil der Wirkung des Nervensystems auf die Muskulatur darstellt. Wir haben unausgesetzt, sobald wir uns mit Muskelzellen beschäftigten, von ihrem Tonus gesprochen. Sein Wesen haben wir nur ganz flüchtig berührt. Wir erfuhren jedoch, daß er keine gegebene Größe darstellt, vielmehr veränderlich ist. Es sei z. B. an den Tonus der in den Darmkanal eingebauten Sphinkteren[3]), an den glattmuskeligen Sphinkter der Harnblase[4]) u. s. w. erinnert. Der Tonus steht unter dem Einfluß des Nervensystems. Es wird unsere Aufgabe sein, festzustellen, von welchem Nervensystem aus er beherrscht wird. Ferner

[1]) Physiologie II, Vorlesung 21. — [2]) Vgl. Physiologie III, Vorlesung 23. — [3]) Physiologie I, Vorlesung 3. — [4]) Physiologie II, Vorlesung 20.

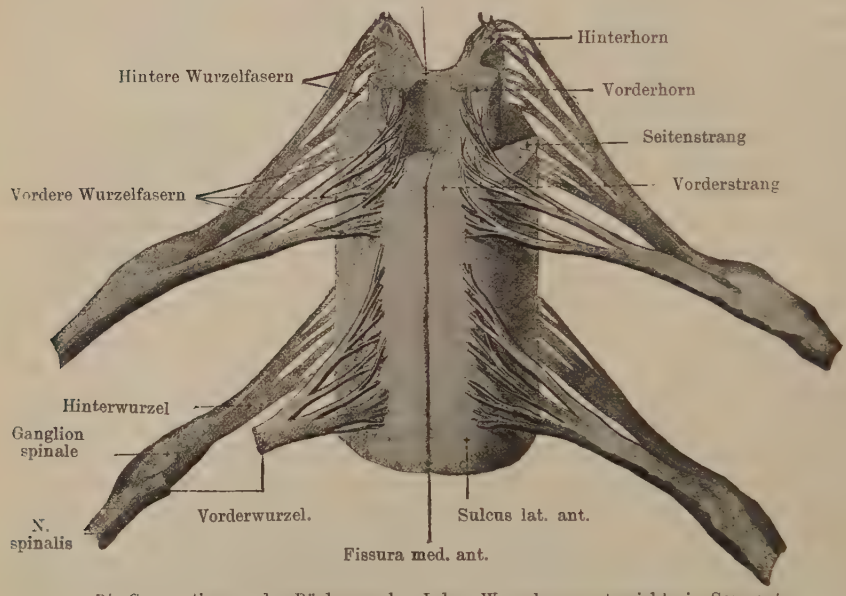
interessiert uns seine Bedeutung, sein Wesen u. s. w. Wir erkennen ohne weiteres, daß ein Impuls, der einen Muskel zur Kontraktion bringt, nicht auf Zellen trifft, die einen bestimmten, ein für allemal gegebenen Zustand besitzen, vielmehr ist dieser die Resultante von eben vorausgegangenen Vorgängen. Es trifft somit der „Kontraktionsimpuls" von Fall zu Fall auf besondere Verhältnisse. Es ist klar, daß dadurch der Vorgang, welcher der Kontraktion zugrunde liegt, beeinflußt sein kann. Wir haben weiterhin erkannt, daß sich kein Muskel kontrahieren kann, ohne daß andere Muskelgebiete beeinflußt werden. Wir lernten die Bedeutung propriozeptiver Reize kennen[1]). Wir sprachen von der Beeinflussung des Zustandes der Antagonisten durch denjenigen der Agonisten. Gewiß gehen die Beziehungen einzelner Muskelgebiete über die ihnen unmittelbar zugehörigen Muskeln hinaus. Jede Betätigung von Muskelzellen wirkt sich in mehr oder weniger weitem Umfange aus. Es bestehen nicht nur Beziehungen von Nervengebieten zu ebensolchen, vielmehr finden beständig Beeinflussungen vom Muskelgewebe aus auf jene statt, ja man kann in gewissem Sinne sagen, daß Muskel- und zugehöriges Nervensystem ein innig verknüpftes Organsystem darstellen.

Bevor wir den zahlreichen, sich aufdrängenden Fragestellungen im einzelnen nachgehen, wollen wir zunächst die in Frage kommenden Nervenzentren und Leitungsbahnen kennenlernen. Wir beginnen mit jenem Teil des ganzen motorischen Nervensystems, an dem alle Zentren mit Ausnahme jener Gebiete angreifen, die in Beziehung zu Hirnnerven stehen. Es sind dies die in den Vorderhörnern des Rückenmarks befindlichen motorischen Ganglienzellen. Über sie verlaufen alle Impulse, mögen sie zentral, von welchen Zentren es auch sei, herstammen, und mögen für die Zuleitung der Erregungen verschiedene Leitungsbahnen in Betracht kommen. Wir lassen bei diesen Erörterungen mit voller Absicht einstweilen die schon einmal von uns gestreifte Frage, ob und welchen Anteil sympathische und parasympathische Bahnen an der Innervation quergestreifter Muskulatur haben[2]), außer acht. Wir kommen später auf sie zurück. Im Vorderhorn des Rückenmarks finden sich große Ganglienzellen, genannt Vorderhornzellen. Von ihnen gehen Neuriten aus, die peripherwärts ziehen und Beziehungen zu bestimmten Muskeln besitzen. Sie bilden die vordere Wurzel[3]). Wir haben seinerzeit bei der Besprechung spinaler sensibler Bahnen erfahren, daß motorische und sensible Fasern auf weite Strecken einen gemeinsamen Verlauf besitzen. Wir sprechen von gemischten Nerven. Die einzelnen Bahnen, die auf der einen Seite Beziehungen zu Sinneszellen und auf der anderen zu Muskeln besitzen, trennen sich einerseits in der Peripherie, um zu dem zugehörigen Gewebe zu gelangen, und andererseits vor dem Eintritt in das Rückenmark. In der hinteren Wurzel nehmen die sensiblen Bahnen unter Einschaltung der im Spinalganglion enthaltenen Ganglienzellen Beziehungen zum Zentralnervensystem auf, während die vorderen Wurzeln jene Nervenbahnen in sich vereinigen, die glatter und quer-

[1]) Physiologie III, Vorlesung 11 und 12. — [2]) Physiologie II, Vorlesung 21. — [3]) Über die Zusammensetzung der vorderen Wurzel aus Fasern verschiedener Dicke vgl. *J. N. Langley:* J. of physiol. **56**. 382 (1922).

gestreifter Muskulatur Impulse übermitteln (*Magendie-Bell*sche Regel)[1]) (vgl. hierzu Abb. 1). Eine Sonderstellung nehmen nur die Vasodilatatoren ein, die das Rückenmark durch die hintere Wurzel verlassen[2]). Hier sei eingefügt, daß Schmerzäußerungen zur Beobachtung gekommen sind, als vordere Wurzeln gereizt wurden. Das führte zu der Ansicht, daß diese nicht nur motorische Bahnen in sich schließen. Es zeigte sich jedoch, daß zwar sensible Bahnen eine Strecke weit in jenen verlaufen können, jedoch erfolgt kein Eintritt durch die

Abb. 1.



Die Segmentierung des Rückenmarks. Jedem Wurzelpaar entspricht ein Segment. (Nach *Spalteholz*.)

vordere Wurzel in das Rückenmark, vielmehr kehren jene Bahnen vorher um und setzen ihren Verlauf in der hinteren Wurzel fort. Man hat von einer rückläufigen Sensibilität gesprochen[3]). Es sei in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen, daß auch in motori-

[1]) Vgl. hierzu *F. A. Longet*: Anatomie und Physiologie des Nervensystems (deutsch von *J. A. Hein*). **1**. Leipzig 1847. — *C. Eckhard*: Beiträge zur Anatomie und Physiologie. **2**. 137 (1883). — *A. Bickel*: *Pflügers* Archiv. **84**. 276 (1901). In diesen Werken bzw. Arbeiten findet sich die Geschichte der *Magendie-Bell*schen Regel dargestellt. Vgl. ferner *F. Magendie*: J. de physiol. **2**. 276, 366 (1822): Vorlesungen über das Nervensystem und seine Krankheiten (deutsch von *G. Krupp*). Leipzig 1841. — *Ch. Bell*: An idea of a new anatomy of the brain 1811; Physiologische und pathologische Untersuchungen des Nervensystems (übersetzt von *M. H. Romberg*). Berlin 1833. — [2]) Vgl. *J. Stricker*: Sitzungsb. d. Wiener Akad. d. Wissensch. **74** (3). 1 (1876). — *J. P. Morat*: Arch. de physiol. **4**. (5). 689 (1892); C. r. de l'acad. des sc. **124**. 919 (1897). — *W. M. Bayliss*: J. of physiol. **26**. 173 (1901). — *E. Steinach*: *Pflügers* Archiv. **60**. 593 (1895); **71**. 523 (1898). — [3]) Vgl. hierzu *F. Magendie*: l. c. — *Claude Bernard*: Leçons sur la physiol. et la pathol. du système nerveux. **1**. 2.—6. Vorlesung.

schen Gehirnnerven sensible Fasern einlaufen. So treten Fazialiszweige regelmäßig mit sensiblen Trigeminusästen in Beziehung. So kommt es, daß die Durchschneidung des N. facialis am Foramen stylo-mastoideum schmerzhaft ist. Außer dem Trigeminus gehen sensible Zweige des N. auricularis n. vagi und des N. auricularis magnus und am Platysma sensible Äste des dritten Zervikalnerven in Fazialisbahnen über.

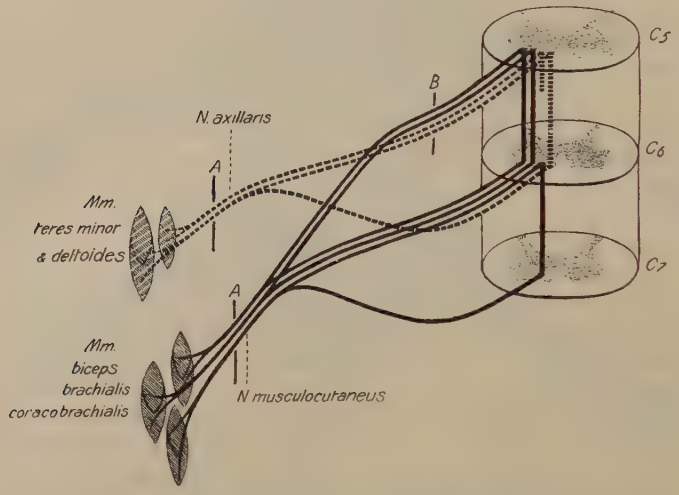
Verfolgen wir die von den motorischen Vorderhornzellen ausgehenden, die vorderen Wurzeln bildenden Nervenfasern nach der Peripherie zu, dann erkennen wir, daß sie sich ebensowenig eindeutig bis zur Erreichung der Erfolgszelle — der Muskelfaser — verfolgen lassen, wie sich die von Hautsinnesorganen und von solchen der tiefer gelegenen Gewebe ausgehenden sensiblen Bahnen ohne weiteres bis zur zugehörigen Ganglienzelle im Spinalganglion erkennen lassen. Es treten die peripheren motorischen Bahnen vielfach in Beziehungen zueinander. Sie bilden Plexus (Pl. cervicalis, brachialis, lumbalis u. s. w.). Aus diesen Durchflechtungen gehen dann wieder für sich verlaufende Nervenstämme hervor. Der einzelne periphere motorische Nerv kann Fasern aus verschiedenen Rückenmarkssegmenten führen. Trotzdem bleiben ganz bestimmte Beziehungen der einzelnen Segmente des Rückenmarkes zu bestimmten Muskelgruppen bestehen[1]), wobei einzelne Muskelfasern mehr als eine Nervenversorgung aufweisen können[2]). Man hat von Myotomen gesprochen[3]). Wir erinnern uns des entsprechenden Verhaltens der einzelnen Hautgebiete[4]). Wir sprachen von Dermatomen und betonten, daß den einem bestimmten Rückenmarkssegment zugehörigen hinteren Wurzeln jeweilen ein bestimmtes Hautgebiet entspricht. Wir unterschieden eine radikuläre und periphere Innervation und erkannten, daß die Ausfallserscheinungen ganz verschiedene sind, je nachdem peripher oder im Wurzelgebiet Unterbrechungen von Leitungsbahnen vorhanden sind. Genau ebenso können wir eine periphere und eine radikuläre Muskelinnervation unterscheiden. Da die von einem bestimmten Rückenmarkssegment aus innervierten Muskelgruppen andere sind als die von peripheren Nerven aus versorgten, muß das Ergebnis einer Leitungsunterbrechung ein verschiedenes sein, je nachdem sie Wurzelgebiete oder periphere Nervenstämme betrifft. Die Erfahrung steht mit dieser Annahme in Einklang. In Abb. 2[5]), S. 6, ist in Form eines Schemas die radikuläre und periphere Innervation bestimmter Muskeln dargestellt. Hierzu sei noch ergänzend bemerkt, daß der einzelne Muskel seine motorischen Nervenfasern aus ganz bestimmten motorischen Vorderhornzellen bezieht. Sie

[1]) Vgl. hierzu *Gad*: Festschrift zur Säkularfeier der Universität Würzburg. 2. 43 (1882). — *S. Exner*: *Pflügers* Archiv. **36**. 572 (1885). — *Lederer* u. *Lemberger*: *Pflügers* Archiv. **119**. 95 (1907). — [2]) *Mac Keen Cattell* u. *P. Stiles*: Americ. j. of physiol. **69**. 645 (1924). — *J. Beritoff*: *Pflügers* Archiv. **205**. 455 (1924). — *A. Somojloff*: *Pflügers* Archiv. **204**. 691 (1925). — *A. Somojloff* u. *W. Wassiljewa*: *Pflügers* Archiv. **210**. 116, 641 (1925); **213**. 723 (1926). — *L. N. Katz*: Proceed. of the royal soc. **99** (B). 1 (1925); Americ. j. of physiol. **76**. 218 (1926). — *S. de Boer*: *Pflügers* Archiv. **211**. 636 (1926). J. of physiol. **60**. 215 (1925); Americ. j. of physiol. **75**. 285 (1926). — *W. Quednau*: *Pflügers* Archiv. **212**. 541 (1926). — *Mac Keen Cattell*: Americ. j. of physiol. **76**. 217 (1926). — *M. Boyd*: Americ. j. of physiol. **78**. 254. (1926). — [3]) Vgl. hierzu auch *Michael Lapinsky*: Deutsche Z. f. Nervenheilkunde. **79**. 129 (1923). — [4]) Vgl. Physiologie III, 573. — [5]) Entnommen: *Emil Villiger*: Gehirn und Rückenmark. S. 188, 8.—10. Aufl. Wilhelm Engelmann, Leipzig 1922.

bilden zusammengehörende Zellsäulen, auch Kernsäulen genannt, und können sich durch mehrere Rückenmarkssegmente erstrecken. Es sei als Beispiel angeführt, daß der M. brachialis von einer Kernsäule aus innerviert wird, die sich vom fünften bis zum sechsten Zervikalsegment ausdehnt. Es liegen ganz allgemein die Kernsäulen für die proximalen Muskeln mehr im medialen und diejenigen für die distalen mehr im lateralen Teil der grauen Substanz der Vorderhörner.

Betrachten wir nunmehr Abb. 2. Es sind die Kernsäulen für jene Muskeln eingezeichnet, die vom N. axillaris und vom N. musculocutaneus innerviert werden. Ist der N. axillaris bei *A* (in Abb. 2)

Abb. 2.



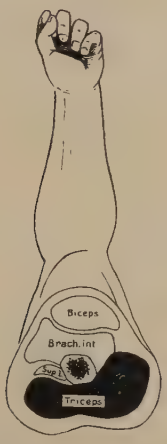
Schematische Darstellung der radikulären und peripheren Muskelinnervation.
A = peripherer Nerv; *B* = radikuläres Bündel.

unterbrochen, dann sind z. B. M. teres minor und M. deltoides gelähmt. Findet sich die Unterbrechung der Leitungsbahn bei *B*, dann sind weitere Muskeln beeinträchtigt, z. B. der M. biceps und brachialis. Die Folgen sind natürlich in Hinsicht auf die in Mitleidenschaft gezogenen Muskelgebiete die gleichen, wie im letzteren Falle, wenn die entsprechenden Kernsäulengebiete innerhalb des Rückenmarks betroffen sind. Wir haben absichtlich bei der Störung im Wurzelgebiet nur von einer Beeinträchtigung der in Frage kommenden Muskeln gesprochen, weil diese zumeist von mehreren Wurzeln aus Fasern erhalten. Es kommt im einzelnen Fall ganz darauf an, ob die Störung mehrere vordere Wurzeln umfaßt, oder aber nur die eine oder andere Wurzel außer Funktion gesetzt ist. Je nachdem wird die zugehörige Muskulatur völlig gelähmt oder geschwächt sein. Auf Grund der Art der betroffenen Muskeln, erkennbar am Ausfall bestimmter Bewegungen und in Kenntnis der peripheren und der Wurzelinnervation, läßt sich

leicht entscheiden, ob eine peripher oder radikulär bedingte Störung vorliegt[1]).

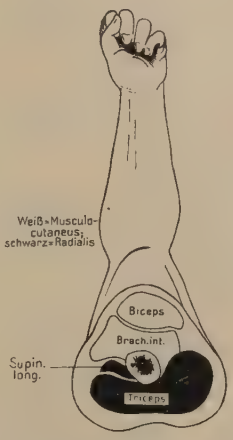
In besonders eindringlicher und übersichtlicher Weise lassen die in Abb. 3—10[2]) dargestellten, schematisierten Querschnitte des Ober-

Abb. 3.



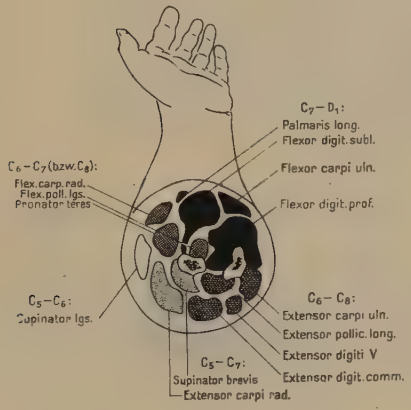
Radikuläre Innervation der Oberarmmuskeln.
Weiß = C_5—C_6; schwarz = C_6—C_8.

Abb. 4.



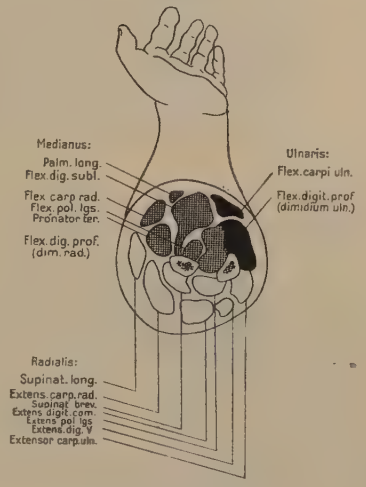
Periphere Innervation der Oberarmmuskeln.

Abb. 5.



Radikuläre Innervation der Vorderarmmuskeln.

Abb. 6.

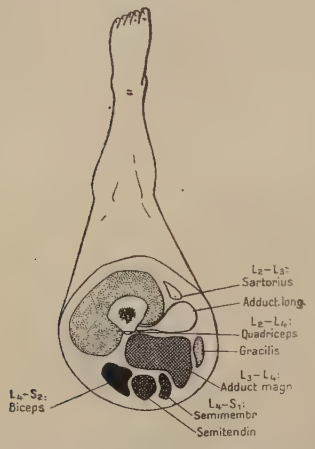


Periphere Innervation der Vorderarmmuskeln.

[1]) Vgl. z. B. die übersichtliche Zusammenstellung der Innervationsgebiete bei *Robert Bing*: Kompendium der topischen Gehirn- und Rückenmarksdiagnostik. 6. Aufl. S. 52—58. Urban & Schwarzenberg, Berlin u. Wien 1925. — [2]) Entnommen: *Robert Bing*: Kompendium der topischen Gehirn- und Rückenmarksdiagnostik. 6. Aufl. Urban & Schwarzenberg, Berlin u. Wien 1925.

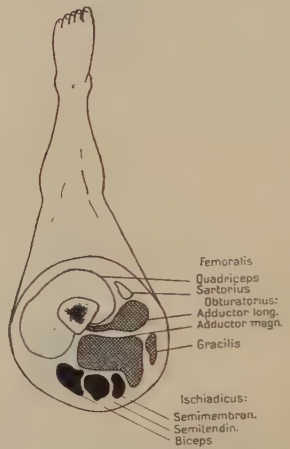
und Unterarms und des Ober- und Unterschenkels die Verschiedenheiten der peripheren und radikulären Innervation erkennen. Es sind die wichtigsten Muskeln dargestellt und die einzelnen Muskelgruppen durch die verschiedene Farbe (weiß, schwarz) bzw. Schraffierung hervorgehoben. So geht, um ein Beispiel herauszuheben, aus Abb. 3

Abb. 7.



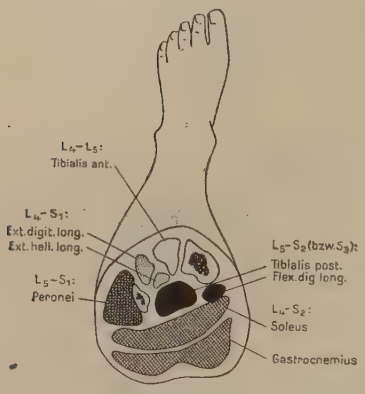
Radikuläre Innervation der Oberschenkelmuskeln.

Abb. 8.



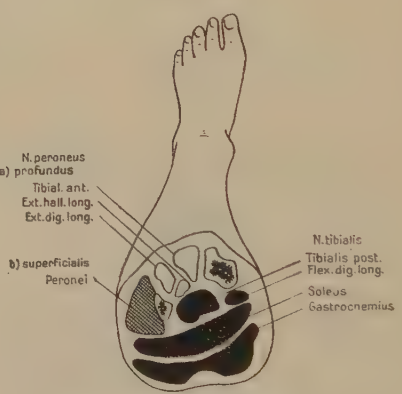
Periphere Innervation der Oberschenkelmuskeln.

Abb. 9.



Radikuläre Innervation der Unterschenkelmuskeln.

Abb. 10.



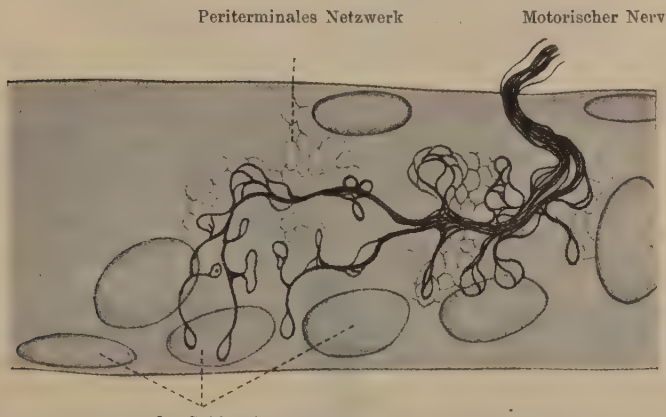
Periphere Innervation der Unterschenkelmuskeln.

und 4, S. 7, hervor, daß bei einer Unterbrechung des N. radialis am Vorderarm die Handgelenk- und Fingerstrecker zusammen mit dem Supinator longus gelähmt sind. Handelt es sich um eine „spinale" Lähmung, dann sind in der Regel Strecker und Beuger des Handgelenkes und der Finger betroffen, während der Supinator longus verschont bleibt.

Noch nicht völlig aufgeklärt sind zur Zeit die unmittelbaren Beziehungen der motorischen

Nervenfasern zu den Muskelzellen. Die einzelnen Bündel von markhaltigen Nervenfasern bilden im Perimysium Geflechte. Es teilen sich dann die Fasern und begeben sich zu den Muskelfasern. Es wird dabei das Sarkolemm unter Verlust der Markscheide durchbrochen. Strittig ist nun, wie im einzelnen die Beziehungen zwischen Nervenbahn und Muskelzelle geknüpft sind[1]). Es handelt sich vor allem um die Frage der Zugehörigkeit jenes Substrates, das sich an jener Stelle der Muskelfaser befindet, an der der Achsenzylinder der Nervenfaser ihr in Verästelungen anliegt. Es ist Sohlenplatte oder Granulosa genannt worden. Nach der einen Ansicht handelt es sich um Neuroplasma, nach anderer um eine Ansammlung von Sarkoplasma. Aus diesem Widerstreit der Meinungen ergibt sich, daß die Beziehungen von Nervenfaser und Muskelfaser außerordentlich innige sind[2]). Zu jeder Muskelfaser gehört im allgemeinen eine motorische Nervenendigung. In manchen Fällen beobachtet man jedoch, daß zwei und mehr Nervenendigungen mit einer

Abb. 11.



Motorische Platte aus der Zunge einer erwachsenen Fledermaus (Vespertilio murinus). Vergr. 2100.

Muskelfaser in Beziehung stehen[3]). Die Endverästelungen des Achsenzylinders weisen geschlossene Netze von Neurofibrillen, eingelagert in perifibrilläre Substanz, auf. *Boeke* nennt diese Netze periterminale Netzwerk[4]) (vgl. hierzu Abb. 11[5]), 12[6]) und 13[7]). Sie

[1]) *Kühne*: Z. f. Biol. **23**. 1 (1887). — *J. Boeke*: Anat. Anz. **35**. 193 (1909); Internat. Monatsschr. f. Anat. **28**. 377 (1911); Ergebnisse der Physiologie (herausgegeben von *Asher-Spiro*). **19**. 448 (1921). — Vgl. auch *London* u. *Pesker*: Arch. f. mikrosk. Anat. **67**. 304 (1906). — [2]) Vgl. u. a. *I. Iwanaga:* Mitt. über allg. Path. u. pathol. Anat. Sendai. **2**. 343 (1925). — [3]) *Agduhr*: Anat. Anz. **49**. 1 (1916); **52**. 273 (1919). — [4]) Vgl. insbesondere *J. Boeke*: Z. f. mikrosk.-anat. Forschung. **4**. 448 (1925); Bull. d'histol. appl. **3**. 65 (1926); Z. f. mikrosk.-anat. Forschung. **7**. 95 (1926). — [5]) Entnommen: *J. Boeke:* Anat. Anz. **35**. 483 (1910). — [6]) Entnommen: *J. Boeke*: Z. f. mikrosk.-anat. Forschung. **7**. 101 (1926). — [7]) Entnommen: *J. Boeke*: Z. f. mikrosk.-anat. Forschung. **4**. 475 (1925).

bleiben nach Degeneration des zugehörigen motorischen Nerven noch längere Zeit erhalten. Ihre Wiederherstellung nach eingetretenem Schwund erfolgt, sobald der sich regenerierende motorische Nerv das Sarkolemm erreicht hat, und die auswachsenden Achsenzylinder eine neue Sohlenplatte zu bilden beginnen. Das genannte Netzwerk geht dabei aus dem Sarkolemm hervor. Die Form, unter der die „Endplattenbildung" erfolgt, ist übrigens recht verschieden und für die verschiedenen Muskeln charakteristisch. Neben den motorischen Endplatten der geschilderten Art sind noch andere Beziehungen von Nervenfasern des zentri-

Abb. 12.

Motorische Endplatte mit periterminalem Netzwerk. Zunge der Maus.

Abb. 13.

Im Profil getroffene Endplatte aus dem M. obliquus oculi superior der Katze mit deutlichem periterminalem Netzwerk. Vergr. 1 : 1800.

fugalen Systems zu Muskelfasern nachgewiesen[1]). Es sind dies sehr dünne Nervenfasern, die in den Bereich der Endplatte eindringen und ein einfacher gebautes System der Endverästelung in Form von Ösen oder weit-

[1]) *J. Boeke*: Internat. Monatsh. f. Anat. **28**. 419 (1911); Anat. Anz. **44**, 343 (1913); Ergebnisse der Physiol. **19**. 448 (1921). — *Botezat*: Anat. Anz. 35. 396. (1910).

maschigen Netzen zur Ausbildung bringen. Es handelt sich um Nervenbahnen, die dem Sympathikus und Parasympathikus angehören[1]). Vgl. hierzu Abb. 14[2]). Marklose Fasern versorgen die Blutgefäße des Muskelgewebes. Außerdem sind Beziehungen zu den Muskelfasern selbst beschrieben[3]). Wir werden uns noch mit der Frage zu befassen haben, welche Bedeutung der sympathischen und parasympathischen Innervation der quergestreiften Muskelfasern zukommt.

Es sei hier angefügt, daß wohl Erregungen vom motorischen Nerven zum Muskel geleitet werden, jedoch nicht umgekehrt solche von letzterem zum

Abb. 14.

Motorische Nervenplatte mit akzessorischer Faser (*a*) auf einer Muskelfaser des Interkostalmuskels eines ganz jungen Sturnus vulgaris. *L.M.* = Muskelfaser; *m* = motorische Nervenfaser. Vergr. 2100.

ersteren. Man spricht in solchen Fällen allgemein von einer irreziproken Reizübertragung. Man könnte daran denken, daß die Unmöglichkeit des Übergangs von Erregungen vom Muskelgewebe aus auf die zugehörige motorische Nervenfaser darin begründet ist, daß die einzelnen Nervenbahnen solche nur in einer Richtung zu leiten vermögen. Es ist dies jedoch nicht der Fall. Sowohl die motorischen als die sensiblen Nerven zeigen die Erscheinung des doppelsinnigen Leitungsvermögens. Es konnte dies in sehr überzeugender Weise durch den folgenden Versuch nachgewiesen werden.

[1]) *J. Boeke*: Anat. Anz. **35**. 483 (1910). — *Boeke*: Verhandl. d. anat. Gesellsch. München. 149 (1912); Anat. Anz. **44**. 343 (1913). — *J. Boeke* u. *Dusser de Barenne*: Kn. Akad. van Wetensch. Amsterdam. **27**. 926 (1914). — [2]) Entnommen: *J. Boeke*: Anat. Anz. **35**. 483 (1910). — [3]) Vgl. auch *C. S. Sherrington:* J. of physiol. **17**. 211 (1894). — *Ranson:* Americ. j. of anat. **12**. 67 (1911); J. comp. neurol. **22**. 159 (1912); Brain **38**. 381 (1915). — *J. N. Langley* und *Hashimoto:* J. of physiol. **51** 318 (1917). — *J. T. Wilson:* Brain. **44**. 234 (1921). — *J. N. Langley:* J. of. physiol. **56**. 382 (1922). — *M. Shimbo: Pflügers* Archiv. **195**. 617 (1922).

Beim M. sartorius vom Frosch läßt sich durch Spaltung seines unteren Drittels erreichen, daß zwei Zipfel entstehen, die von je einem Ast des sich gabelnden motorischen Nerven innerviert werden. Reizt man nun den einen Ast unterhalb der Teilungsstelle, dann kontrahieren sich nicht nur jene Muskelfasern, die unmittelbar mit ihm zusammenhängen, vielmehr zucken auch diejenigen des anderen Zipfels. Es muß somit im gereizten motorischen Nervenast die Erregung außer zentrifugal auch zentripetal laufen. Sie erreicht den Ort der Teilung und geht zum Teil in der gleichen Richtung weiter zentralwärts, zum Teil peripherwärts zum Muskelgewebe jenes Sartoriuszipfels, dessen Nervenast nicht unmittelbar gereizt worden ist[1]). Wir werden später noch weitere Beweise für das doppelsinnige Leitungsvermögen kennenlernen. Die gleiche Versuchsanordnung, wie die eben geschilderte, ist auch dazu benützt worden, um zu erfahren, ob vom erregbaren Muskelgewebe aus Erregungen auf Nervenbahnen übergehen[2]). Es zeigte sich, daß nur dann die direkte Reizung von Muskelgewebe zu einer Weiterleitung der Erregung auf Nervenbahnen führt, wenn zugleich Nervenfasern vom Reiz getroffen werden. Werden nervenfreie Teile des Muskels in Erregung versetzt, dann kommt es nicht zu ihrer Übertragung von Muskelzellen aus auf Nervenbahnen, die mit ihnen in Beziehung stehen. Es ist offenbar jene Organisation, welche die Beziehung zwischen Nerv und Muskel knüpft — die motorische Endplatte —, welche die einsinnige Erregungsleitung bewirkt. Wir werden später erfahren, daß sich diese Stelle noch in anderer Hinsicht geltend macht.

Nachdem wir nun kennengelernt haben, daß die im Vorderhorn des Rückenmarks befindlichen motorischen Zellen, die zu eigentlichen Muskelzentren — Kernsäulen — vereinigt sind, durch von ihnen ausgehende Neurite in Beziehung zur quergestreiften Muskulatur stehen, verbleibt uns nun noch die wichtige Aufgabe, nachzuforschen, auf welche Art und Weise jene Zellen in Erregung versetzt werden. Die Hervorrufung einer solchen ist ohne jeden Zweifel die Voraussetzung für eine vom Nervensystem aus ausgelöste Muskelkontraktion bzw. für einen mit Hilfe von Muskeln vor sich gehenden Bewegungsvorgang. Wir wollen hier davon absehen, daß der Muskel als solcher direkt gereizt werden kann. Ebenso wollen wir zunächst nicht darauf eingehen, daß die Möglichkeit besteht, Nerven auf ihrem Verlauf in Erregung zu versetzen. Uns interessiert zunächst die Auslösung von Erregungsvorgängen innerhalb des motorischen Gebietes des Nervensystems unter gewöhnlichen Verhältnissen. Wir haben nun schon wiederholt der wichtigen Tatsache gedacht, daß nach Verhinderung der Zuleitung von Erregungen von sensiblen Anteilen des Nervensystems aus zu motorischen Gebieten Erscheinungen auftreten können, die denen nach Ausschaltung von motorischen Bahnen bzw. Zentren gleichen. Wir sprachen von einer Sensomotilität[3]) und brachten damit die eng verknüpfte Zusammenarbeit von sensiblen und motorischen Anteilen des Nervensystems zum Ausdruck. Von Sinnesorganen ausgehende Erregungen werden auf zugehörige motorische Nervenzellen des Vorderhornes des

[1]) *W. Kühne*: Z. f. Biol. **22**. 305 (1886). — [2]) *W. Kühne*: Z. f. Biol. **22**. 333 (1886). — *A. Bethe*: Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. 108. Georg Thieme, Leipzig 1903. — [3]) Vgl. Physiologie III. Vorlesung 1.

Rückenmarkes übertragen. Es kommt zu einem Bewegungsvorgang. Betrachten wir einen bekannten Fall. Es spaziert eine Fliege auf unserer Hand. Wir können ihre Bewegungen verfolgen, d. h. sie mit Aufmerksamkeit betrachten und sie mit Willen durch eine entsprechende Bewegung vertreiben. Es kann jedoch auch, ohne daß es zur Auslösung einer Berührungsempfindung kommt, eine Abwehrbewegung erfolgen. Wir bemerken z. B., daß jemand im Schlaf, ohne zu erwachen, auf stattgehabte Berührungen mit einer entsprechenden Abwehrbewegung antwortet. Wäre die in Frage kommende sensible Bahn unterbrochen, dann würde diese ausbleiben. Das gleiche wäre der Fall, wenn zwar das Sinnesorgan und die zugehörige sensible Bahn in Ordnung wären, jedoch die zentrifugale (motorische) Bahn gestört sein würde.

Wir haben im Laufe der Darstellung zahlreicher Geschehnisse, bei denen sensible und motorische Funktionen vereinigt beteiligt waren, schon so oft von Vorgängen der genannten Art — Reflexe genannt — gesprochen, daß wir uns hier kurz fassen können, und das um so mehr, als wir auf den Reflexvorgang als solchen noch eingehend zurückkommen. Für uns handelt es sich hier um die Feststellung, daß Übertragungen von Erregungen von sensiblen Systemen auf das motorische stattfinden, und zwar innerhalb des Rückenmarks. Bei Ausschließung jeder anderen Art der Erregungszuleitung zu den motorischen Vorderhornzellen kann es somit zur Auslösung von Bewegungsvorgängen kommen. Es ist nur notwendig, daß alle Anteile des sog. Reflexbogens mit Einschluß des Reizaufnahmeapparates — des Sinnesorganes — und des Erfolgsorganes — im vorliegenden Falle des Muskels — funktionstüchtig sind. Eine Automatie in dem Sinne, daß in den Vorderhornzellen durch irgendwelche an Ort und Stelle sich vollziehende Vorgänge Erregungen ausgelöst werden, etwa in der Art, wie wir das bei Zentren kennengelernt haben, die in Beziehung zur Atmung[1]) und zum Blutkreislauf[2]) stehen, ist nicht vorhanden. Die motorischen Zellen sind auf Reizzuleitung vom Nervengewebe aus angewiesen. Werden von den in Frage kommenden Sinnesorganen Reize ferngehalten, dann besteht Bewegungslosigkeit, soweit Bewegungen in Frage kommen, die ihre Auslösung Sinnesreizen verdanken. Wir beobachten jedoch, daß auch dann, wenn wir die zugehörigen hinteren (sensiblen) Wurzeln durchschneiden, noch komplizierte Bewegungen zustande kommen, und zwar nicht nur sog. Prinzipalbewegungen, sondern auch solche feinerer Art, wie z. B. Greifbewegungen[3]). Freilich wird zunächst die anästhetische Extremität nur dann verwendet, wenn die normale, z. B. durch Fesselung, ausgeschaltet wird. Nach und nach kommt es jedoch auch zum gleichzeitigen Gebrauche der sich in ihrer Funktion entsprechenden Extremitäten. Besonders schön läßt sich dies an Tieren zeigen, welche die vorderen Extremitäten in besonderer, über die Stütz- und Geh-

---

[1]) Physiologie II, Vorlesung 2 und 17. — [2]) Physiologie II, Vorlesung 8 und 13. — [3]) Vgl. hierzu *F. Hartmann* u. *W. Trendelenburg*: Z. f. d. ges. experim. Medizin. **50**. 280 (1926). — Vgl. auch *F. W. Mott* u. *C. S. Sherrington*: Proceed. royal soc. London. **57**. 481 (1895). — *H. E. Hering*: Neurol. Zbl. **16**. 1077 (1897): *Pflügers* Archiv. **70**. 580 (1898). — *J. Munk*: Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Berlin. (2). 1038 (1903). — *W. Trendelenburg*: Z. f. Biol. **65**. 103 (1915).

funktion hinausgehender Weise verwenden (Katze, Hund, Affe u. s. w.). Die Bewegungen als solche waren bei solchen Tieren, denen auf der einen Seite die in Frage kommenden hinteren Wurzeln durchtrennt waren, da die Zusammenarbeit von Sensibilität und Motilität aufgehoben war, wie zu erwarten, nicht die sonst so fein einregulierten. Wurde z. B. beim Affen eine Hautstelle gekitzelt, dann führte das Tier, wenn jene Stelle auf der Seite des anästhetischen Armes lag, diesen in die Gegend der gereizten Stelle, ohne diese jedoch zu erreichen.

Aus den geschilderten Beobachtungen geht ohne weiteres das hervor, was uns auch die tägliche Beobachtung an uns selbst lehrt, nämlich, daß es außer der Auslösung von Bewegungsvorgängen, an deren Zustandekommen quergestreifte Muskulatur beteiligt ist, durch Erregungen, die von Sinnesorganen aus auf motorische Vorderhornzellen übertragen werden, noch andere Möglichkeiten, sie in Gang zu bringen, geben muß. Es kommt in erster Linie jener Vorgang in Betracht, der die Bezeichnung Willensimpuls erhalten hat. Sein Einfluß auf die Betätigung von Muskelgruppen zwingt zur Annahme von Beziehungen zwischen Anteilen der Großhirnrinde und jenen Einrichtungen, die zentral hervorgebrachte Erregungen den Erfolgsorganen übermitteln. Nun haben wir bereits betont, daß es nur eine periphere motorische Nervenbahn gibt, die für die Betätigung quergestreifter Muskulatur in Frage kommt, nämlich die motorischen spinalen Nerven. In welcher Weise sich sympathische und parasympathische Bahnen bei der Tätigkeit quergestreifter Muskulatur auswirken, werden wir später erörtern. Es verbleibt somit, ausfindig zu machen, in welcher Art und Weise Großhirnrindenanteile die Beeinflussung von motorischen Vorderhornzellen durchführen.

Wir können auch hier an Bekanntes anknüpfen. Wir hatten wiederholt Gelegenheit, uns mit Bewegungsvorgängen zu beschäftigen, die von bestimmten Großhirnrindenzentren aus ausgelöst werden können. Es sei z. B. an die Blickzentren erinnert, d. h. an jene Zentren, die Augenbewegungen in die Wege leiten[1]). Einen besonders tiefen Einblick in Vorgänge, die sich in bestimmten Großhirnrindenbezirken abspielen, konnten wir bei der Erörterung des motorischen Sprachzentrums tun[2]). Wir erfuhren, daß dieses in unmittelbarer Zusammenarbeit mit in der Rinde der vorderen Zentralwindung gelegenen Zentren alle jene Muskeln in fein abgestufter Weise zur Tätigkeit bringt, die beim Sprechen beteiligt sind. Mit allen diesen Feststellungen brachten wir zum Ausdruck, daß es bestimmte Stellen der gesamten Großhirnrinde sind, von denen ausgehende Erregungen sich in von quergestreiften Muskeln beherrschten Bewegungsvorgängen auswirken. Es gilt dieser Befund nicht nur für Muskelgebiete, die von zerebralen Nerven innerviert sind, vielmehr auch für von spinalen versorgten. Unsere Aufgabe beschränkt sich nunmehr zunächst darauf, alle jene Anteile der Großhirnrinde kennenzulernen, die motorische Funktionen vermitteln. Es gilt dann weiterhin, die Nervenbahnen, die von jenen Stellen ausgehend Beziehungen zu den motorischen Vorderhornzellen vermitteln, festzustellen.

---

[1]) Physiologie III, 261 ff. — [2]) Physiologie III, 363 ff.

Es waren verschiedene Methoden, die zum Ziele führten[1]). Einerseits wurden bestimmte Großhirnrindenanteile abgetragen und geprüft, was für Folgen sich zeigten. Es sei gleich vorweggenommen, daß bei uns die motorische Großhirnrindenregion — abgesehen von jenen Gebieten, von denen aus Augenbewegungen veranlaßt werden — im wesentlichen auf die Umgebung des Sulcus centralis — Gebiet des Sulcus selbst und vordere Zentralwindung, die benachbarten hinteren Teile des Frontallappens und den Lobulus paracentralis beschränkt ist. Wir werden später diese Darstellung noch ergänzen. Treten in dieser Gegend Störungen ein (verursacht durch Kreislaufstörungen — Blutungen, Embolien — Geschwülste, Verletzungen u. s. w.), dann sind Lähmungen in ganz bestimmten Muskelgebieten die Folge, und zwar zeigen sich diese in der Regel auf der jener Seite, auf der sich die Veränderung befindet, gegenüberliegenden Körperseite. Eine Ausnahme machen jene Muskelgebiete, die in der Regel bilateral symmetrisch in Funktion treten. Hierher gehören die Kau-, Schlund- und Kehlkopfmuskeln, ferner die vom oberen Facialisast innervierten Muskeln: M. frontalis, M. orbicularis oculi und M. corrugator supercilii. Endlich sind noch zu erwähnen der M. sternocleidomastoideus, die obere Portion des Trapezius, sowie die Mehrzahl der Augenmuskeln. Auch die Rumpfmuskeln besitzen eine bilaterale Innervation. In allen diesen Fällen bewirkt der Ausfall des zugehörigen Zentrums der einen Seite keine ausgesprochene Parese der in Frage kommenden Muskelgruppe, und zwar eben deshalb, weil außer der gekreuzten Innervation noch eine gleichseitige statthat. Es bleibt somit unter allen Umständen noch eine zentrale Innervation gewahrt, solange nicht die in Frage kommenden Zentren in beiden Großhirnhemispären ausgeschaltet sind. Im übrigen unterstehen die Skelettmuskeln in überwiegendem Maße nur einem Rindenzentrum, und zwar demjenigen der Gegenseite.

Beobachtungen an Menschen, bei denen sich in der motorischen Region der Großhirnrinde Veränderungen eingestellt haben, und ferner an Tieren, bei denen aus jener Gegend Anteile entfernt wurden, führten zu der wichtigen Feststellung, daß sich für bestimmte Muskelgebiete in weitgehendem Maße Stellen innerhalb des genannten Rindengebietes abgrenzen lassen, die nur auf diese Einfluß besitzen. Bei Menschen konnten die sich herausbildenden Lähmungen genau festgestellt und dann nach ihrem Tode geprüft werden, welche Stellen der Großhirnrinde Veränderungen aufwiesen. Bei Tieren sind die Folgen der Ausschaltung bestimmter Anteile der motorischen Rindenregion und auch der gesamten, je nach ihrer Art, insofern recht verschiedene, als die auftretenden Bewegungsstörungen verschieden ausgesprochen sind. Wir kommen aus Anlaß der Besprechung der Folgeerscheinungen nach vollständiger

[1]) Physiologie III, Vorlesung 9. Vgl. die Literatur bis 1902 und die kritische Besprechung des Problems der Lokalisation im Großhirn bei *C. v. Monakow*: Ergebnisse der Physiol. (herausgegeben von *Asher-Spiro*). 1 (2). 534 (1902).

Entfernung des motorischen Rindengebietes bzw. des gesamten Großhirns auf diesen Umstand noch einmal zurück. Hier interessiert uns in erster Linie die Beobachtung, daß bei Säugetieren — besonders eingehend studiert ist in dieser Hinsicht der Hund — nach Wegfall der motorischen Rindenzentren bzw. nach Durchtrennung der Pyramidenbahnen nach vorübergehenden Störungen in Muskelgebieten der der verletzten Hirnseite entgegengesetzten Körperhälfte eine sehr weitgehende Wiederherstellung des Stehens und Gehens zustande kommt[1]), ja es kann sogar ein Sprung ausgeführt werden[2]). Körperhaltung und Tonusverteilung in den Muskeln sind nach einiger Zeit annähernd normal. Aus einer abnormen Körperstellung wird die Normalstellung eingenommen. Die Bewegungen sind koordiniert. Wir erinnern uns hierbei jener Einrichtungen, die sich in den Stellreflexen auswirken[3]). Sie vermögen auch bei Affen[4]) nach Ausschaltung der motorischen Rindenzonen noch manche Bewegungsvorgänge, die regulierend auf Haltung von Kopf und Körper einwirken, auszulösen, jedoch sind nach den vorliegenden, noch nicht sehr zahlreichen Beobachtungen die verbleibenden Bewegungsstörungen beträchtlicher, als das bei den übrigen Säugetieren der Fall ist, jedoch bilden sich die zunächst vorhandenen, beträchtlichen Ausfallserscheinungen auch bei ihnen überraschend weit zurück. In keinem Fall wurden spastische Erscheinungen bei den genannten Tierarten nach Wegnahme der motorischen Großhirnrindenregion und nach Durchtrennung der Pyramidenbahn beobachtet.

Als besonders zweckmäßiger Eingriff zum Studium des Verhaltens von höheren Säugetieren nach Entfernung des Großhirns hat sich dessen Ausschaltung vor dem Thalamus ergeben. Schon kurze Zeit nach ausgeführter Operation macht das großhirnlose Tier lebhafte Anstrengungen, um zu laufen[5]). Zunächst fällt es immer wieder um, schließlich treten aber schon mehrere Stunden nach erfolgtem Eingriff alle Lage- und Bewegungsreaktionen in Erscheinung. Bei einer „Thalamuskatze" wurde z. B. beobachtet, daß sie, mit ihren Pfoten an

---

[1]) Vgl. Tiere ohne Großhirn: *F. A. Longet*: Anat. u. Physiol. des Nervensystems (übersetzt von *Hein*). **1**. 349. Leipzig 1847. — *A. Kussmaul* u. *A. Tenner*: *Moleschotts* Unters. zur Naturlehre. **3**. 1 (1857). — *J. M. Schiff*: Lehrbuch der Physiol. des Menschen. **1**. 331. Lahr 1858/59. — *A. Vulpian*: Léçons sur la physiol. du système nerveux. Paris 532 (1866). — *A. Christiani*: Arch. f. Anat. u. Physiol. 465 (1884). — *H. Munk*: Ebenda. 470 (1884). — *F. Goltz*: *Pflügers* Archiv. **51**. 570 (1892). — *J. Starlinger*: Jahrb. d. Psychiatrie u. Neurol. **15**. 1 (1897). — *M. Rothmann*: Neurol. Zbl. **28**. 1045 (1909); **31**. 867 (1912); Physiol. Zbl. **23**. 532, 537 (1909). — *H. Rothmann*: Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **87**. 247 (1923). — *S. Morita*: Arch. f. experim. Path. u. Pharmak. **78**. 188, 208 (1915). — *J. G. Dusser de Barenne*: Arch. néerl. de physiol. **4**. 31 (1920). — *K. Dresel*: Klin. Wochenschr. Nr. 49. 2231 (1924). — *K. Dresel* u. *Rothmann*: Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **94**. 781 (1925). — *R. Magnus*: Körperstellung. J. Springer, Berlin 1924. Hier finden sich weitere Literaturangaben. — Vgl. auch *J. S. Beritoff*. *Pflügers* Archiv. **199**. 248 (1923). — [2]) *Christiani*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 465 (1884). — *H. Munk*: Ebenda. 470 (1884). — *R. Magnus*: *Pflügers* Archiv. **163**. 405 (1916). — *Rudolf Schön*: *Pflügers* Archiv. **213**. 171 (1926). — [3]) Physiologie III, Vorlesung 24. — [4]) *C. J. v. Economo* u. *J. P. Karplus*: Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkr. **46**. 275 (1910). — *P. J. Karplus* u. *A. Kreidl*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 155 (1914). — *A. S. F. Leyton* u. *C. S. Sherrington*: Quart. j. of exp. physiol. **11**. 135 (1917). — [5]) Vgl. *Georg Schaltenbrandt* u. *Otto Girndt*: *Pflügers* Archiv. **209**. 333 (1925). — *Otto Girndt*: *Pflügers* Archiv. **213**. 427 (1926).

einen Baumstamm gedrückt, an ihm hochkletterte[1]). Ferner vermochte sie zu schwimmen. Auffallend ist der große Bewegungstrieb der „Thalamustiere". Ferner fesselt der Umstand unser Interesse, daß sich bei diesen neben Perioden der Bewegung solche der Ruhe zeigen. In den Ruhepausen werden die Augen geschlossen, die Atmung wird ruhig, die Stellreflexe verschwinden; ferner zeigt sich eine stark herabgesetzte bis aufgehobene Reaktion auf äußere Reize. Ruhe und Tätigkeitsperioden weisen unter geeigneten Bedingungen einen periodischen Wechsel auf. In diesem Verhalten unterscheiden sich die Thalamustiere von des Thalamus beraubten. Bei „dezerebrierten" Tieren erfolgen keine Bewegungen ohne Einwirkung äußerer Reize[2]). Eingehend untersucht ist jenes System von Reflexeinrichtungen, das beim Kaninchen die koordinierte Bewegung aller vier Extremitäten gewährleistet. Sie bleibt erhalten, wenn ein Schnitt durch das Zentralnervensystem geführt wird, der vor einer Ebene liegt, die dorsal unmittelbar hinter dem hinteren Vierhügelpaar beginnt und ventral 1 *mm* hinter dem vorderen Brückenrand endet. Reicht der Schnitt tiefer, dann zeigen noch die hinteren Extremitäten synchrone Laufbewegungen, jedoch sind rhythmische Bewegungen der vorderen nicht mehr auslösbar[3]).

Am schwersten wirkt sich ohne Zweifel die Außerfunktionssetzung von Anteilen des motorischen Rindengebietes beim Menschen aus. Bei der großen Ausdehnung des in Frage kommenden Gebietes sind Fälle von vollständiger Ausschaltung kaum zu erwarten, wohl aber sind zahlreiche Fälle von Außerfunktionssetzung eng begrenzter Anteile der vorderen Zentralwindung und der S. 15 erwähnten übrigen Gebiete der motorischen Rindenzone beobachtet. Man spricht in solchen Fällen von einer Monoplegie und im besonderen von einer Monoplegia cruralis, brachialis, facialis u. s. w. Es ist ganz allgemein von größter Bedeutung, daß vielfach nach plötzlichen Störungen (z. B. nach Blutungen, Embolien) im Gebiete jener Rindenbezirke, die hier in Frage stehen, ausgedehntere Muskelgebiete betroffen sind, als schließlich nach einiger Zeit gestört verbleiben. Es sei hier gleich angefügt, daß selbstverständlich gleiche Ausfallserscheinungen dann anzutreffen sind, wenn nicht Anteile der Hirnrinde, sondern die von ihnen ausgehenden, bestimmten Zentren zugehörigen Nervenbahnen durch irgendeine Störung außer Funktion gesetzt werden.

Bevor wir die den motorischen Rindenzentren zugehörenden Nervenbahnen besprechen, wollen wir uns noch nach weiteren Methoden umsehen, die uns gestatten, das motorische Rindengebiet in Gebiete mit besonderen Funktionen, z. B. mit Beziehungen zu besonderen Muskelgebieten, aufzuteilen. Es sei zunächst der Beobachtung von *W. Trendelenburg*[4]) gedacht, wonach es gelingt, Rindenzentren (und auch Nervenbahnen) durch Abkühlung auszuschalten. Diese Methode hat den Vorteil, daß die Möglichkeit besteht, die vernichtete Funktion durch Erwärmung der zuvor abgekühlten Stelle wieder

[1]) *A. di Giorgio* und *G. Simonelli*: Arch. di fisiol. **23**. 443 (1925). — [2]) Vgl. *Ch. Socin* u. *W. Storm van Leeuwen*: *Pflügers* Archiv. **159**. 251 (1914). — *J. S. Beritoff*: Ebenda. **199**. 248 (1923). — Vgl. hierzu auch *R. Magnus* und *A. de Kleyn*: Ebenda. **145**. 455 (1912). — [3]) Vgl. hierzu *N. B. Laughton*: Americ. j. of physiol. **70**. 358 (1924). — [4]) *W. Trendelenburg*: *Pflügers* Archiv. **137**. 515 (1911).

herzustellen. Der gleiche Versuch kann daher mehrmals wiederholt werden[1]).

Von grundlegender Bedeutung für die ganze Frage der Großhirnrindenfunktion[2]) ist der Reizversuch. Ihm verdanken wir die überzeugendsten und eindeutigsten Ergebnisse. Es ist geglückt, durch verschiedene Reizarten — elektrische[3]), mechanische[4]), chemische[5]) Reize, osmotische Beeinflussungen — von der oben erwähnten motorischen Großhirnrindenfläche aus Bewegungsvorgänge auszulösen, und zwar je nach dem Reizort an verschiedenen Körperstellen. Es sei gleich an dieser Stelle hervorgehoben, daß es nicht zur Kontraktion einzelner Muskeln kommt, vielmehr ist das Charakteristische das Auftreten eines Bewegungsvorganges. Er vollzieht sich in bestimmten Muskelgruppen der der gereizten Großhirnhemisphäre entgegengesetzten Körperseite.

In diesem Zusammenhang sei noch erwähnt, daß Fälle von Epilepsie beobachtet worden sind — genannt „*Huglings-Jacksons*"-Rindenepilepsie"[6]), — bei denen die sich herausbildenden schweren Störungen — schwere Krampfanfälle, Bewußtlosigkeit — sich an Zuckungen in ganz bestimmten Muskelgebieten anschlossen. So ist z. B. ein Fall beschrieben, bei dem regelmäßig solche in der linken Hand auftraten. Dann folgten Zuckungen im linken Arm und dann im linken Bein. Es handelt sich zumeist um Fälle, bei denen eine Verletzung des Schädels und benachbarter, tiefer liegender Teile stattgefunden hat. Es kommt zur Narbenbildung. Sie ist die Ursache von mechanischen Einwirkungen auf ganz bestimmte Anteile der motorischen Rindenregion. Auch Fremdkörper (Geschosse), ferner sich entwickelnde Geschwülste können zu allgemeinen Krämpfen führen, die jedoch von solchen in ganz bestimmten Muskelgebieten eingeleitet werden. Der Umstand, daß wir jetzt die Lage der einzelnen motorischen Zentren in der erwähnten Großhirnrindengegend ziemlich genau kennen, ermöglicht es, den Sitz einer Störung aus jenen Bewegungs-

---

[1]) Die sensorischen Rindenzonen können mittels Strychnins gegen solche abgegrenzt werden, die keine Beziehung zur Sensibilität besitzen. Vgl. *J. G. Dusser de Barenne*: Quart. j. of exp. physiol. **9**. 355 (1916); Deutsche Z. f. Nervenheilkunde **83**. 273 (1924). — [2]) Vgl. hierzu Physiologie III, Vorlesung 14. An dieser Stelle ist das Lokalisationsproblem kurz erörtert und seine Aufrollung dargelegt. — [3]) *G. Fritsch* u. *E. Hitzig*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 300 (1870). — *E. Hitzig*: Ebenda. 397 (1873). — Vgl. auch *D. Ferrier*: Vorlesungen über Hirnlokalisation (deutsch von *M. Weiss*). Leipzig u. Wien 1892. — *J. R. Ewald*: Berliner klin. Wochenschr. Nr. 39 (1898). — *G. A. Talbert*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 195 (1900). — [4]) *E. Hitzig*: Zbl. f. med. Wissensch. 548 (1874); Arch. f. Physiol. 478 (1875). — *Eulenburg* u. *Landois*: Zbl. f. med. Wissensch. 260 (1876). — *L. Landois*: Wiener med. Presse. Nr. 7—9 (1887); Deutsche med. Wochenschr. **13**. 685 (1887). — *Aducco*: Arch. ital. de biol. 192 (1888), **14** 136 (1890). — *Leubuscher* u. *Ziehen*: Zbl. f. kl. Med. 1888. — *Gallerani* u. *Lussana*: Arch. de biol. 396 (1891). — *D. Axenfeld*: Ebenda. 60 (1893). — *Blumreich* u. *N. Zuntz*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 266 (1901). — *G. Amantea*: Physiol. Zbl. **26**. 229 (1912). — [5]) *Luciani*: Zbl. f. med. Wissensch. 897 1883; Arch. ital. de biol. 268 (1883). — *Couty*: C. r. de l'acad. des sc. **88**. 604 (1879); **96**. 269. 507 (1883); **97**. 956 (1883). — *Fr. Franck* u. *Pitres*: Arch. de physiol. (2). 1 (1883); 149 (1885). — [6]) *E. Hitzig*: *Huglings Jackson* und die motorischen Rindenzentren im Lichte physiologischer Forschung. Berlin 1901. — Vgl. auch *Lapinsky*: *Pflügers* Archiv. **74**. 47 (1899); hier finden sich zahlreiche Literaturangaben.

vorgängen abzuleiten, die allgemeinen Krampfanfällen vorausgehen. Es ist in dieser Hinsicht von großem Interesse, daß bei Reizung einzelner Stellen der motorischen Großhirnrindengegend durch den elektrischen Strom — am besten unter Anwendung unpolarisierbarer Elektroden —, wie schon erwähnt, Bewegungsvorgänge auf der anderen Körperseite auslösbar sind, jedoch kommt es bei stärkerer Reizung auch zur Beteiligung von Muskelgebieten der gleichen Seite. Die Überleitung der Erregung von der einen Hemisphäre zur andern erfolgt offenbar durch Kommissurenfasern. Wird die Reizung längere Zeit fortgesetzt, dann pflanzt sich der Reiz auf weitere Rindengebiete fort. Die Folge davon ist dann eine Ausbreitung der Bewegungsvorgänge auf weitere Muskelgebiete. Schließlich kommt es zu konvulsivischen allgemeinen Krämpfen. Wir haben in gewissem Sinne die Entwicklung des ganzen Symptomenkomplexes vor uns, so wie wir ihn bei der oben erwähnten Form der Epilepsie zustande kommen sehen[1]).

Man kann nun gegen die Annahme, daß es möglich sei, Großhirnrindenzentren durch verschiedene inadäquate Reize in Erregung zu versetzen, einwenden, daß ihr Erfolg nicht von diesen selbst, sondern vielmehr von den von ihnen ausgehenden Leitungsbahnen aus erzielt werde. Es ist dieser Einwand insbesondere bei Anwendung des elektrischen Reizes erhoben worden. In der Tat erhält man bei Reizung der in Frage kommenden Leitungsbahnen entsprechende Bewegungsvorgänge. Vergleichende Versuche, bei denen der gleiche Reiz kortikal und subkortikal zur Anwendung kam, zeigten jedoch eindeutig, daß es in der Tat möglich ist, die Rindenzentren selbst in Erregung zu versetzen. Es vergeht längere Zeit, bis ein Erfolg eintritt, wenn kortikal, als wenn subkortikal gereizt wird[2]). Ferner dauert die Muskelkontraktion länger an als bei letzterer Art der Reizung. Von besonders großer Bedeutung ist die Feststellung, daß sich die Erregbarkeit von motorischen Rindenzentren dadurch beeinflussen läßt, daß zugleich zentripetale Nerven gereizt werden[3]). Weiterhin wurde bei rhythmischer faradischer Reizung der Hirnrinde beobachtet, daß mit zunehmender Reizfolge die in Frage kommenden Zentren nicht dieser entsprechend antworten, vielmehr macht sich von etwa 20 Einzelreizen pro Sekunde an der eigene autonome Rhythmus geltend, und zwar in der gleichen Frequenz, wie sie bei der willkürlichen Muskelkontraktion zu beobachten ist[4]). Es ist übrigens von großem Interesse, daß das motorische Großhirnrindenfeld unmittelbar nach der Geburt der Tiere und in den folgenden Tagen je nach der Tierart ein verschiedenes Verhalten in Hinsicht auf seine Erregbarkeit zeigt[5]). Rind, Pferd, Meerschweinchen werden mit erregbarer

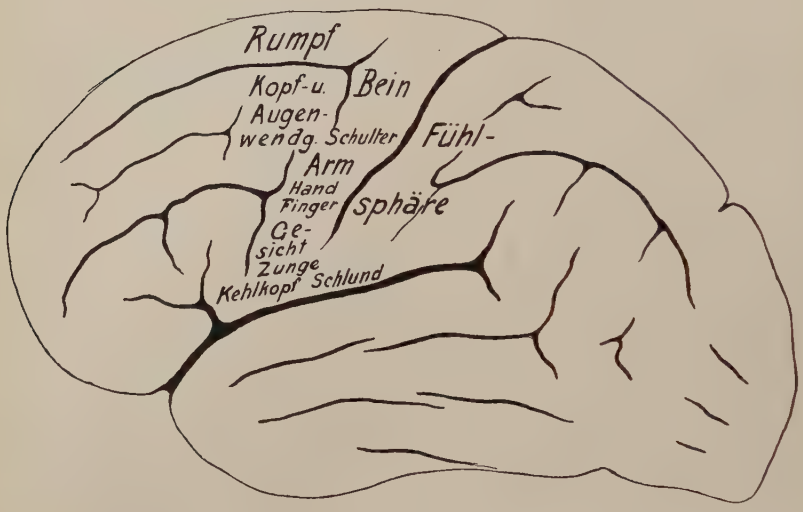
---

[1]) Vgl. hierzu *E. Schilf*: Z. f. d. ges. exper. Medizin. **28**. 127 (1922). — [2]) *Hitzig* u. *Fritsch*: l. c. — *F. Franck* u. *Pitres*: Arch. de physiol. (2). 1 (1883); 149 (1885). — *N. Bubnoff* u. *R. Heidenhain*: *Pflügers* Archiv. **26**. 137 (1881). — [3]) *N. Bubnoff* u. *R. Heidenhain*: *Pflügers* Archiv. **26**. 137 (1881). — Vgl. auch *R. Heidenhain*: *Pflügers* Archiv. **26**. 546 (1881). — [4]) Vgl. hierzu *A. Richet*: Dict. de physiol. **3**. 1 (1898). — *V. Horsley* u. *Schäfer*: J. of physiol. **7**. 114 (1885). — *J. v. Kries*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 1 (1886). — *W. Griffith*: J. of physiol. **9**. 39 (1888). — [5]) *Soltmann*: Zbl. f. med. Wissensch. 209 (1875). — *Bechterew*: Neurol. Zbl. 148 (1898); Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 270 (1902). — *Steiner*: Sitzgsber. d. Berliner Akad. d. Wissensch. 301 (1895) — *S. Michailow*; *Pflügers* Archiv. **133**. 45 (1910).

Hirnrinde geboren. Bei anderen Tieren (Hund, Katze, Kaninchen u. s. w.) dauert es mehrere Tage, bis sich Erregbarkeit einstellt. Beim Menschen dürfte sich die letztere auch erst längere Zeit nach der Geburt ausbilden, wenigstens spricht dafür, daß das Kind im allgemeinen erst nach fünf Wochen beginnt, die in der Nähe der Gesichtslinie liegenden Objekte zu fixieren, und erst viel später bewegten Gegenständen mit dem Blick folgt[1]).

Erwähnen wollen wir noch, daß jene Großhirnrindengegend, die als Sitz motorischer Zentren angesprochen wird, eine Struktur hat, die sie ganz scharf von den übrigen Rindengebieten unterscheidet[2]). Es sind

Abb. 15.

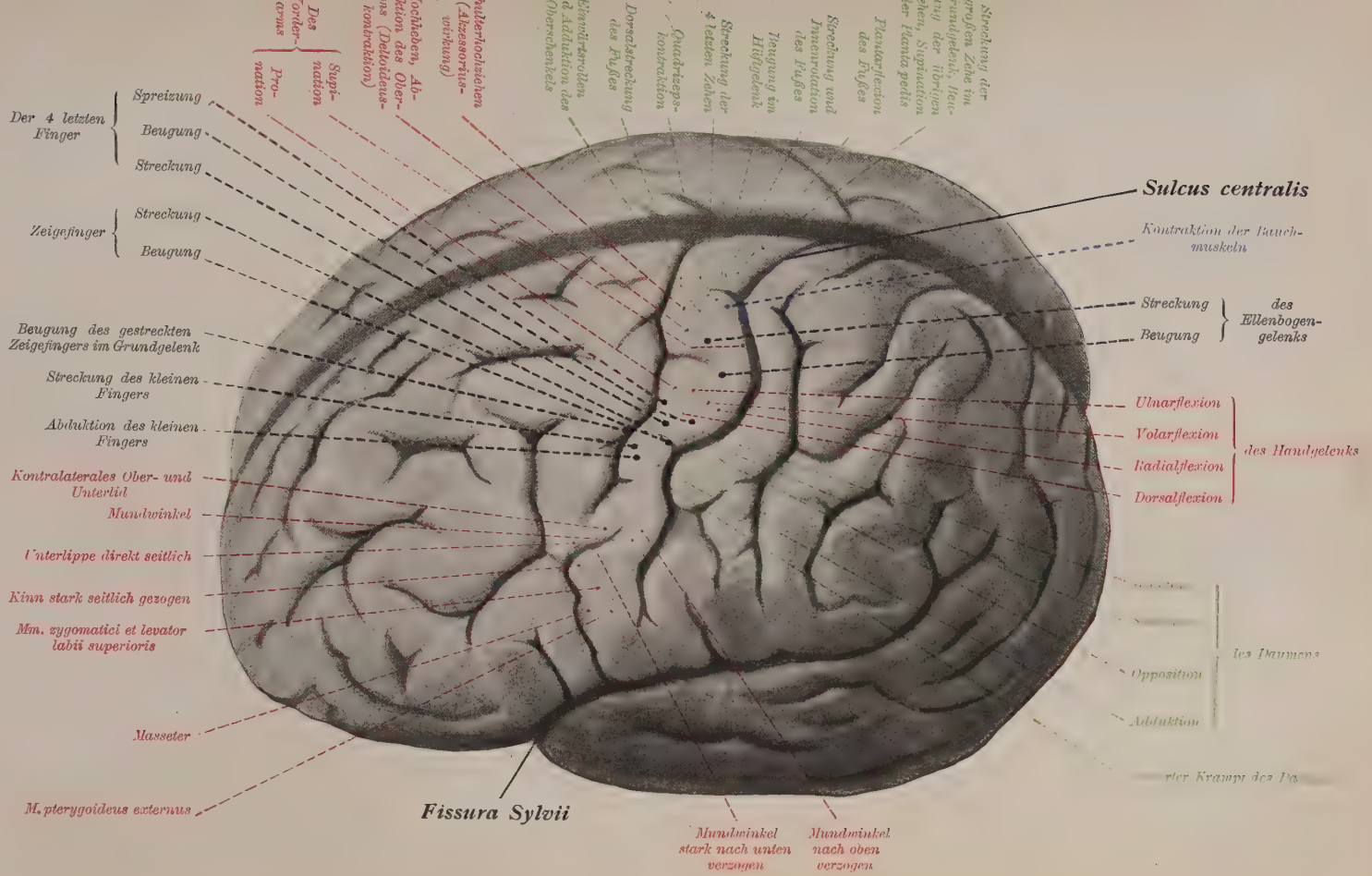


vor allen Dingen die großen Pyramidenzellen, die jenen Bezirk scharf gegen andere abheben. Wir kommen auf diesen Umstand noch eingehender zurück.

In Tafel I[3]) sind die durch faradische Reizung der linken Großhirnhemisphäre des Menschen von *F. Krause* gewonnenen Ergebnisse dargestellt. Abb. 15[4]) läßt besonders deutlich die Hauptregionen des

---

[1]) Vgl. *Raehlmann*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 454 (1877); Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. 2. 53 (1891). — *Thiemisch*: Z. f. klin. Med. **45**. 226 (1902). — [2]) *S. Ramón y Cajal*: Studien über die Hirnrinde des Menschen (deutsch von J. Bresler). J. A. Barth, Leipzig 1900—1906. — *Campbell*: Histological studies on the localisation of cerebral function. Cambridge 1905. — *K. Brodmann*: Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde. 2. Aufl. J. A. Barth, Leipzig 1925. — *C. v. Economo* u. *G. N. Koskinas*: Die Zytoarchitektonik der Hirnrinde des erwachsenen Menschen. J. Springer, Berlin 1925. — [3]) Entnommen: *Fedor Krause* u. *Emil Heymann*: Lehrbuch der chirurgischen Operationen. 2. Abt. Urban & Schwarzenberg, Berlin u. Wien 1914. — [4]) Entnommen: *Emil Villiger*: Gehirn und Rückenmark. l. c. S. 135.



Linke Großhirnhemisphäre des Menschen mit *F. Krauses* durch die faradische Reizung gewonnenen Ergebnissen. Alle Foci liegen in der vorderen Zentralwindung. (Nach *Krause*, Chirurgie des Gehirns und Rückenmarks I, 1911.)

motorischen Großhirnrindenzentrums hervortreten[1, 2]). Man erkennt in Abb. 15, daß in einer oberen Region — Lobulus paracentralis und oberes Viertel der vorderen Zentralwindung — die Zentren für die untere Extremität zusammengefaßt sind. Es folgt dann eine mittlere Region — mittlere zwei Viertel der vordern Zentralwindung. Ihr gehören die Zentren für die Bewegungen der oberen Extremität an. Von der tiefsten Stelle dieser Region aus werden Bewegungen der Finger ausgelöst, von der am weitesten nach oben gelegenen solche der Schulter. Die an die genannte Region sich anschließende untere umfaßt das untere Viertel der vorderen Zentralwindung. Hier finden sich die Zentren für die Gesichts-, Zungen-, Kau-, Kehlkopf-[3]) und Schlundmuskulatur. Endlich ist noch anzuführen, daß der größte Teil der oberen Frontalwindung — insbesondere das dem Lobulus paracentralis und dem oberen Viertel der vorderen Zentralwindung angrenzende Gebiet — Zentren enthält, die in Beziehung zur Rumpfmuskulatur stehen[4, 5]). Auf weitere Befunde, die erkennen lassen, daß die gleiche Bewegung sich von zwei benachbarten Stellen aus auslösen läßt, wobei die eine davon mit der zugehörigen Muskulatur nicht in direkter Beziehung steht, vielmehr über die andere Stelle, der sie zugeordnet ist, ihre Wirkung entfaltet, kommen wir noch zurück[6]).

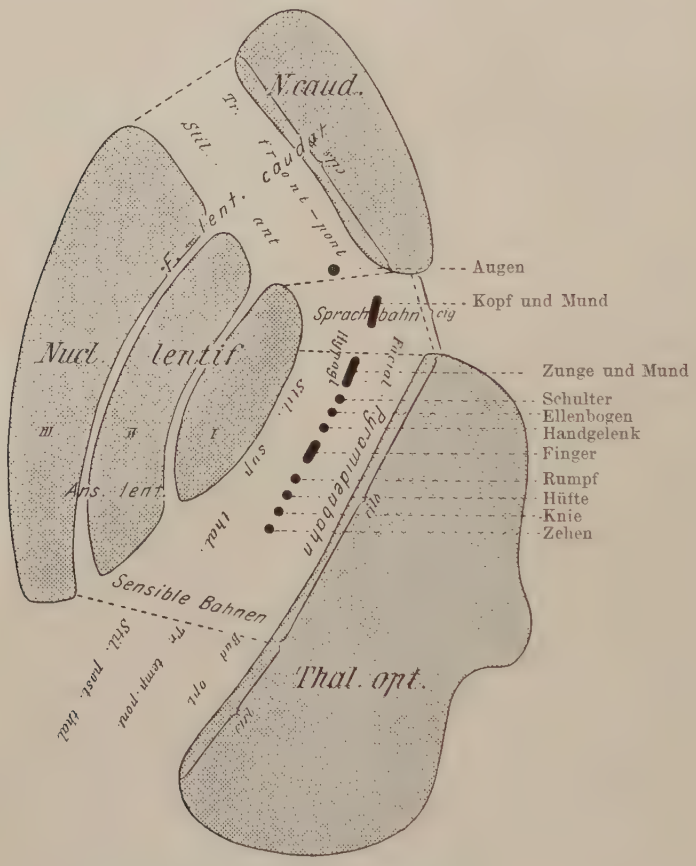
Von den Pyramidenzellen geht jene Bahn aus, die, ohne eine weitere Unterbrechung zu erfahren, die Beziehungen zwischen der motorischen Großhirnrindengegend und den motorischen Vorderhornzellen im Rückenmark herstellt. Es ist dies die sog. Pyramidenbahn, auch kortiko-

---

[1]) Vgl. hierzu *O.* u. *C. Vogt*: Neurol. Zbl. **31**. 135 (1912); Allg. Z. f. Psychiatrie. **86**. (1927). — *M. Rothmann*: Neurol. Zbl. **15**. 1105 (1896); **31**. 139 (1912). — [2]) Zahlreiche Arbeiten sind der Aufteilung und Umgrenzung der motorischen Rindenfelder bei verschiedenen Tierarten gewidmet. Vgl. über die Lage der motorischen Rindenzentren beim Hunde: *Fritsch* u. *Hitzig*: l. c. — *Ferrier*: l. c. — *Werner*: Allg. Z. f. Psychiatrie. **52**. 134 (1895). — *Luciani* u. *Tamburini*: Sulle funzione del cervello. Reggio-Emilia. 1878. — *H. Krause*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 203 (1884). — *J. Katzenstein*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 396 (1905); Physiol. Zbl. **22**. 357 (1908). — *W. v. Bechterew* u. *P. v. Ostankow*: Neurol. Zbl. **13**. 580 (1894). — Bei Affen: *Grünbaum* u. *Sherrington*: Proceed. of the royal soc. of London **69**. 206 (1902); **72**. 152 (1904). — *T. G. Brown* u. *C. S. Sherrington*: J. of physiol. **43**. 209 (1911). — *M. Lewandowsky* u. *A. Simons*: *Pflügers* Archiv. **129**. 240 (1909). — *M. Rothmann*: Monatschrift f. Psychiatrie u. Neurol. **32**. 489 (1912). — *W. Trendelenburg*: Z. f. Biol. **65**. 121 (1914). — *Beevor* u. *Horsley*: Philosoph. transact. of the royal soc. of London. **181**. (B). 49, 129 (1891); **185**. 39 (1895); J. of physiol. **23**. Suppl. 10 (1899). — Interessant ist, daß sich beim Frosch und der Schildkröte an der Oberfläche des Großhirns mittels elektrischer und auch chemischer Reize keine Bewegungsvorgänge auslösen lassen, während das bei Vögeln möglich ist. Vgl. hierzu *A. Bickel*: *Pflügers* Archiv. **72**. 190 (1898). — *M. Verworn*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 105 (1900). — Bei Vögeln: *Kalischer*: Sitzungsberichte d. preuss. Akad. d. Wissensch. 722 (1900); 428 (1901); Das Großhirn der Papageien in anatomischer u. physiol. Beziehung. Abhandl. der preuss. Akad. d. Wissensch. 1905. — [3]) Vgl. hierzu Physiologie III, Vorlesung 16. Hier finden sich weitere Angaben über »Kehlkopfzentren«. — [4]) Über die Lokalisation der Blickzentren vgl. Physiologie III, Vorlesung 11. — [5]) Über Reizversuche der motorischen Rindenregion beim Menschen vgl. *Sciumanna*: Arch. ital. de biol. 441 (1883); Arch. di psichiatr. 197 (1890). — *W. v. Bechterew*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 543 (1899). — *F. Krause*: Med. Klinik. **5**. 1418 (1909). — *F. Krause* und *E. Heymann*: Lehrbuch der chirurg. Operationen. 2. Abt. Urban & Schwarzenberg, Berlin u. Wien 1914. — [6]) Vgl. hierzu *O. Vogt*: Allg. Z. f. Psychiatrie. **86**. (1927). — *O. Foerster*: Zbl. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **44**. 759 (1926).

spinale Bahn genannt. Sie verläuft durch die innere Kapsel, und zwar, auf ein enges Gebiet zusammengefaßt, durch die vorderen zwei Drittel ihres hinteren Schenkels (vgl hierzu Abb. 16)[1]). Der Tractus cortico-spinalis zieht weiterhin durch den Hirnschenkelfuß, die Brücke und die Medulla oblongata nach dem Rückenmark. Die einzelnen Pyramidenfasern mischen sich in ihrem Verlauf, so daß in niederen Regionen des Zentralnervensystems „Arm- und Beinfasern" nicht mehr für sich abgrenzbar sind[2]).

Abb. 16.

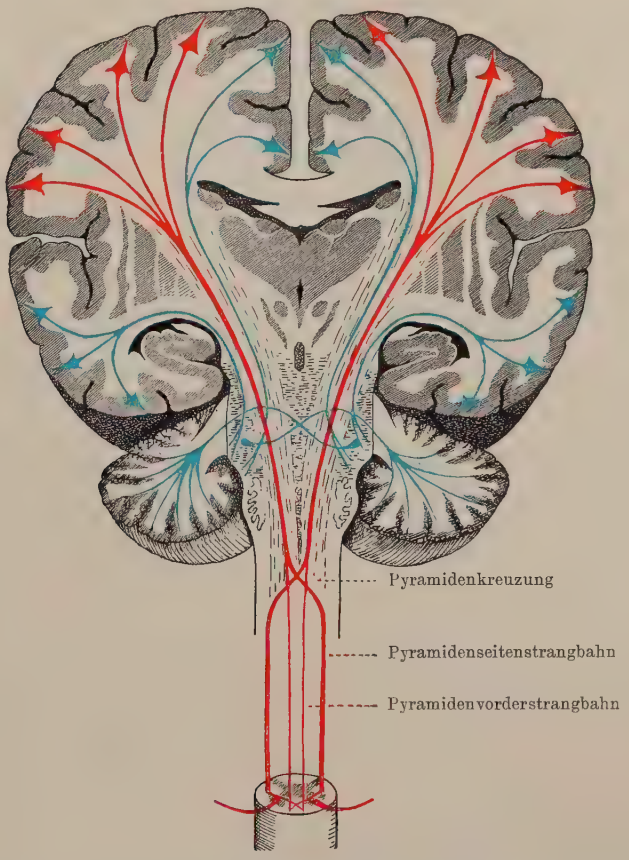


Schematische Darstellung der verschiedenen Segmente der inneren Kapsel mit den Leitungsbahnen. Die Anordnung der motorischen Bahnen nach Reizversuchen von *Beevor* und *Horsley*.
Thal. opt. = Thalamus opticus. *N. caud.* = Nucleus caudatus. *Nucl. lentif.* = Nucleus lentiformis (I., II. und III. Glied). *cils.* = Capsula interna, pars lenticulo-striata s. caudata. *cig.* = Capsula interna, pars geniculata, *cilo* = Capsula interna, pars lenticulo-optica. *cirl* = Capsula interna, pars retro-lenticularis.

[1]) Entnommen: *K. Brodmann* im Handbuch der Neurologie (herausgegeben von *M. Lewandowsky*). 1. 267. *J. Springer*, Berlin 1910. — [2]) Vgl. *Hoche*: Deutsche Z. f. Nervenheilk. 18. 149 (1900). — *P. Brouwer*: Psychiatr. en neurol. bladen. Nr. 2 (1917). Hier finden sich weitere Literaturangaben.

Am unteren Ende der Medulla oblongata geht die Hauptmasse der Pyramidenbahn auf die andere Seite über. Man nennt diesen Bezirk die Pyramidenkreuzung, Decussatio pyramidum. Die gekreuzte Bahn zieht als Tractus cortico-spinalis lateralis, Pyramidenseitenstrangbahn, im hinteren Teil des Seitenstranges nach abwärts. Sie läßt sich bis ins Sakralmark verfolgen. Die

Abb. 17.



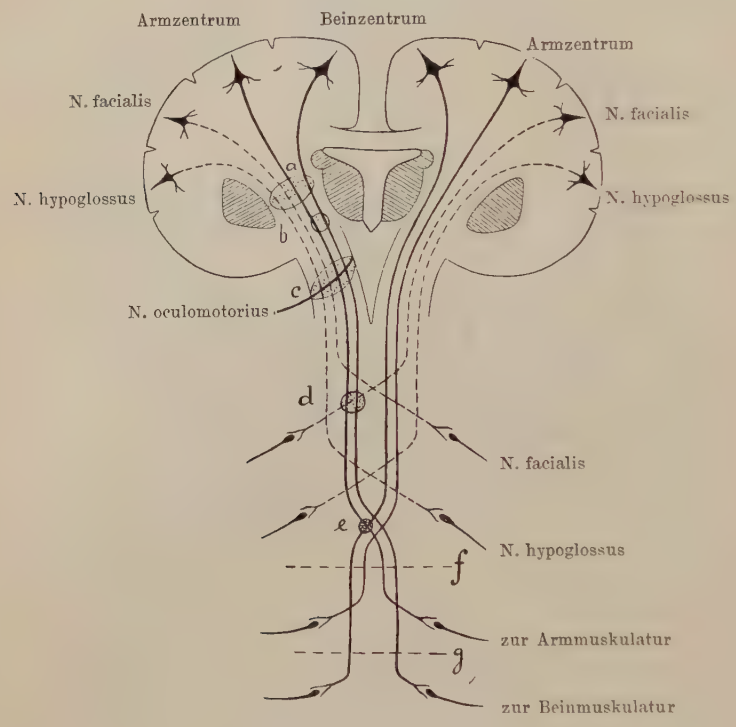
Rot = motorische Bahn; blau = frontale und occipito-temporale Brückenbahn und die an die letztere sich anschließende, in der Brücke zum Kleinhirn ziehende Bahn.

einzelnen Fasern enden in verschiedener Höhe des Rückenmarkes an Vorderhornzellen der gleichen Seite. Der kleinere Anteil der Pyramidenbahn verläuft ungekreuzt im medialen Teil des Vorderstranges nach unten. Bevor die ihm angehörenden Bahnen die Beziehungen zu motorischen Vorderhornzellen aufnehmen, treten sie durch die vordere weiße Kommissur auf die andere Seite über. Unmittelbar nach erfolgter

Kreuzung splittern sie sich um Vorderhornzellen auf. Die Pyramidenvorderstrangbahn, Tractus cortico-spinalis anterior, erstreckt sich bis zum unteren Brustmark.

Wir erkennen aus dieser Darstellung (vgl. hierzu Abb. 17, S. 23)[1]), daß schließlich höchstwahrscheinlich[2]) alle der kortiko-spinalen Bahn angehörenden Fasern eine Kreuzung erfahren, und verstehen nunmehr, weshalb Störungen im Gebiete der zugehörigen Großhirnrinde und in den sich anschließenden Bahnen vor der erfolgten Kreuzung sich in der

Abb. 18.



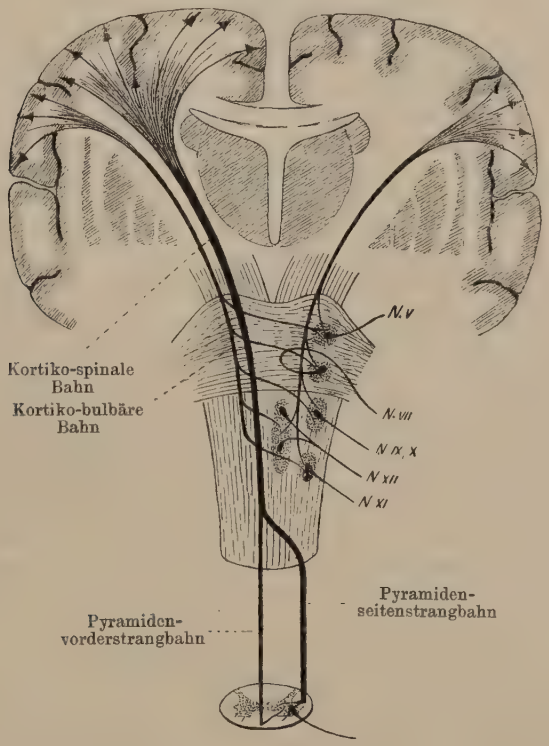
zugehörigen Muskulatur der Gegenseite auswirken. Wird dagegen die eine Rückenmarkshälfte durchschnitten, dann wird diejenige der gleichen Seite in Mitleidenschaft gezogen[3]).

Der eben besprochenen Bahn entspricht jene, die Ganglienzellen des motorischen Rindengebietes mit Kernen von Hirnnerven in Beziehung setzt. Es ist dies die kortiko-bulbäre Bahn, Tractus cortico-bulbaris (vgl. Abb. 18)[4]). Die ihr angehörenden Faserzüge verlaufen

[1]) Entnommen: *Emil Villiger*: Gehirn und Rückenmark. l. c. S. 151. — [2]) Es läßt sich aus naheliegenden Gründen nicht ohne weiteres beweisen, daß die im Vorderstrang verlaufenden Pyramidenbahnen restlos alle auf die andere Seite übertreten. — [3]) Vgl. hierzu Physiologie III. Abb. 278. S. 575. — [4]) Entnommen: *Emil Villiger*: Gehirn und Rückenmark. l. c. S. 148.

zum größten Teil zu Kernen von Hirnnerven der Gegenseite. Der Rest der Bahnen tritt zu auf der gleichen Seite befindlichen Ganglienzellen in Beziehung. Es sind insbesondere jene Nervenkerne, die auf diese Weise eine doppelte Versorgung mit motorischen Bahnen erhalten, unter deren Auswirkung eine bilateral symmetrische Betätigung von Muskeln erfolgt (vgl. hierzu S. 15). Es stellen die in Frage kommenden Kerne von motorischen Hirnnerven die den Kernsäulen des Rückenmarkes homologenen Gebilde dar (vgl. hierzu Abb. 19)[1]).

Abb. 19.



In Abb. 18 lassen sich die nach Unterbrechung der geschilderten motorischen Bahnen auftretenden Ausfallserscheinungen in Abhängigkeit vom Sitze der Störung ohne weiteres ablesen. Findet sich die Schädigung der motorischen Bahn bei *f* oder *g* (Abb. 18, S. 24), d. h. sind an den bezeichneten Stellen die in den Vorder- und Seitensträngen verlaufenden kortiko-spinalen Bahnen ausgeschaltet, dann sind die Muskeln der beiden oberen (Paraplegia brachialis s. superior) oder unteren Extremitäten (Paraplegia cruralis s. inferior) betroffen. Der Herd *e* in Abb. 18, S. 24, stellt einen sich gewiß sehr selten ereignenden

[1]) Entnommen: *Emil Villiger*: Gehirn und Rückenmark. l. c. S. 154.

Fall dar. Leitungsunfähig sind die Fasern für die eine Extremität oberhalb und diejenigen für die andere unterhalb der Kreuzung. Die Folge davon ist, daß die Muskulatur des Armes der einen und diejenige des Beines der anderen Seite in Mitleidenschaft gezogen ist (Hemiplegia cruciata). Eine Hemiplegia completa, d. h. eine Lähmung der gesamten in Betracht kommenden Muskulatur der dem Herd entgegengesetzten Seite, findet sich z. B., wenn, wie in Abb. 18, S. 24, in *a* dargestellt, eine Zerstörung eines ganzen von einer Hemisphäre absteigenden motorischen Bahngebietes eintritt. Ein kleiner Herd, z. B. eine kleine Blutung, genügt, um in dem in *a* in Abb. 18, S. 24, dargestellten Gebiete so schwere Folgen nach sich zu ziehen, weil an jener Stelle, wie wir schon S. 22 erwähnt haben, die von allen Seiten her einstrahlenden Bahnen auf einem engen Raum zusammengefaßt werden. Es wird dies bei Betrachtung von Abb. 16, S. 22, ohne weiteres verständlich. Es braucht ein solcher Herd nicht die gesamte kortiko-spinale Bahn in Mitleidenschaft zu ziehen, vgl. Herd *b* in Abb. 18, S. 24. In diesem Falle bleiben dann die den freibleibenden Bahnen entsprechenden Muskeln unter der Herrschaft der zugehörigen kortikalen Zentren und der anschließenden Pyramidenbahnen. Man spricht dann von einer Hemiplegia incompleta. Einen besonderen Fall stellt eine Veränderung im Gebiet der kortiko-spinalen Bahn in der Hirnschenkelgegend (*c* in Abb. 18, S. 24) dar. Dabei sind oft die medial vom Hirnschenkel austretenden Okulomotoriusfasern mit betroffen. Die Folge davon ist eine gekreuzte Hemiplegie, kombiniert mit einer Okulomotoriuslähmung der gleichen Seite (Hemiplegia alternans oculomotoria). Herd *d* in Abb. 18, S. 24, bedingt eine Hemiplegia alternans facialis, d. h. es sind Extremitätenmuskeln der einen und Muskeln des Fazialgebietes der anderen Körperseite betroffen (in Betracht kommen nur Muskeln, die vom unteren Fazialisanteil innerviert sind, vgl. hierzu S. 15)[1]).

[1]) Vgl. zu diesen Beispielen: *Emil Villiger*: Gehirn und Rückenmark, l. c., S. 150 ff.

Vorlesung 2.

Zentren und Bahnen, die in Beziehung zur quergestreiften Muskulatur stehen

(Fortsetzung).

Extrapyramidale Bahnen. Reziproke Innervation. Bedeutung der Bewegungsvorstellungen. Umstellung von motorischen Funktionen unter Neuknüpfung von Assoziationen.

Die Pyramidenbahn galt lange Zeit als die einzige bei uns in Frage kommende motorische, durch Willensimpulse in Erregung versetzbare Bahn. Die gleiche Annahme wurde auch für Säugetiere, z. B. für den Hund, gemacht. Es schien, als ob in der Tierreihe mit der Entwicklung der Pyramidenbahn und der Ausgestaltung der motorischen Rindenzentren die im Rückenmark befindlichen motorischen Zentren in ihren Funktionen mehr und mehr in Abhängigkeit von den ersteren gerieten. Es erweckte deshalb zunächst größtes Erstaunen, als festgestellt wurde, daß Hunde und auch Affen ohne Anwesenheit der geschilderten motorischen Rindenzentren bzw. nach Unterbrechung ihrer Beziehungen zu den motorischen Vorderhornzellen des Rückenmarkes noch Bewegungen ausführen konnten. In erster Linie sind die allgemeinen Bewegungsformen, die sog. Prinzipalbewegungen, erhalten, d. h. Gehen und Stehen sind möglich, dagegen schienen nach den ersten Beobachtungen speziellere Bewegungsarten, wie beim Hund z. B. das Festhalten eines Knochens mit einer Pfote u. dgl., beeinträchtigt bis aufgehoben[1]). Es liegen jedoch mancherlei neuere Beobachtungen vor, die zeigen, daß nach Ausschaltung der motorischen Rindengebiete noch in überraschend weitem Ausmaße recht komplizierte Bewegungen ausgeführt werden können[2]). So

[1]) *F. Goltz*: *Pflügers* Archiv. **13**. 1 (1876); **14**. 412 (1877); **20**. 1 (1879); **26**. 1 (1881); **28**. 579 (1882); **34**. 450 (1884); **42**. 419 (1888), **51**. 570 (1892); **76**. 411 (1899); Neurol. Zbl. **12**. 327 (1893). — *H. Munk*: Über die Funktionen der Großhirnrinde. 2. Aufl. Berlin 1890; Über die Funktionen im Hirn und Rückenmark. Berlin 1909. — Vgl. auch *W. Trendelenburg*: Z. f. Biol. **65**. 103 (1915). —
[2]) In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß bei einer Reihe von Wirbeltierklassen die motorische Rindenregion und die Pyramidenbahn fehlen, und trotzdem ist koordinierte Bewegung vorhanden. So wird beim Amphioxus das Zentralnervensystem durch eine Aneinanderreihung von einzelnen Metameren dargestellt, von denen jeder Anteil Bewegungen der mit ihm zusammenhängenden Körperteile ermöglicht. Bei den Fischen fehlt die Großhirnrinde und die zugehörige kortikofugale motorische Bahn auch noch und doch ist ihre Bewegung schon recht mannigfaltig. Allmählich sehen wir dann in der Wirbeltierreihe eine Weiterentwicklung des Zentralnervensystems sich vollziehen. Sie betrifft in erster Linie seinen vorderen Anteil, bis dann schließlich ein Großhirn entsteht, das an Mächtigkeit die phylogenetisch älteren Teile mehr und mehr überflügelt.

schildert *Goltz* einen Hund, bei dem jene Rindengegend auf der linken Seite vollständig abgetragen war und der unter Kies verstecktes Fleisch mit der rechten Vorderpfote hervorscharrte, wenn das linke Bein festgehalten wurde. Sehr interessant ist auch, daß es gelingt, bei Affen die verloren gegangene Fähigkeit der Ausübung bestimmter Bewegungen, wie das Ergreifen von Gegenständen u. dgl., durch Abrichtung wieder hervorzurufen[1]).

Auf Grund solcher Beobachtungen erkannte man mehr und mehr, daß weitere Möglichkeiten der Beeinflussung von quergestreifter Muskulatur außer durch kortiko-spinale Bahnen vorhanden sein müssen. Wir haben nun bereits betont (vgl. S. 12 ff.), daß viele Reflexvorgänge auslösbar sind, solange von bestimmten Sinnesorganen aus Erregungen auf funktionstüchtige Vorderhornzellen übertragen werden können. Durch sie allein ist jedoch ein Stehen. Gehen, Springen u. s. w. nicht möglich. Es müssen noch höher gelegene Zentren vorhanden sein, die einerseits Beziehungen zur motorischen Großhirnrinde und anderseits mittels besonderer Bahnen solche zu motorischen Vorderhornzellen unterhalten. Wir haben bereits ein solches Zentrum und die zugehörige Bahn kennengelernt. Es ist dies der wiederholt genannte rote Kern der Haube mit dem anschließenden Tractus rubro-spinalis. Wird beim Hund auch diese Bahn ausgeschaltet, dann ist trotzdem die Möglichkeit der Durchführung von Bewegungsvorgängen, geleitet von quergestreiften Muskeln. nicht aufgehoben. Folglich muß es außer der erwähnten „extrapyramidalen" Bahn noch weitere Systeme geben, die eingreifen.

Alle genannten Beobachtungen brachten es mit sich, daß man anfing, die beim Menschen auftretenden Folgeerscheinungen nach Ausfall der Pyramidenbahn bzw. nach Störungen im Gebiete der motorischen Großhirnrindenregion aufmerksamer zu betrachten. Der Erfolg war das Erkennen, daß man jenen mit der Einreihung in das Gebiet der Lähmungen durchaus nicht gerecht wurde[2]). Auch bei uns finden sich extrapyramidale motorische Systeme, die Einfluß auf die quergestreifte Muskulatur besitzen und besonders dann in Erscheinung treten, wenn in den kortiko-spinalen Bahnen oder Zentren Störungen vorhanden sind. Maßgebend ist für jede Art von Beeinflussung der quergestreiften Muskulatur von seiten des zerebralen bzw. spinalen Nervensystems, das sei nochmals eindringlich betont, die Funktionstüchtigkeit der in Frage kommenden Anteile der Nervenkerne bzw. der spinalen Kernsäulen (der Muskelzentren). Über diese Zentren geht jeder Impuls, möge er nun von Sinnesorganen aus auf dem Wege der einfachen Reflexbahn zur Übertragung kommen oder aber von höher gelegenen Zentren entsandt sein.

---

[1]) Vgl. hierzu *W. Trendelenburg:* Z. f. Biol. **65**. 103 (1915). — *O. Minkowski:* Neurol. Zbl. **36**. 572 (1917). — [2]) Wir kennen unter den Rückenmarkserkrankungen Fälle, bei denen ausschließlich die Pyramidenbahn betroffen ist. Es ist dies z. B. die spastische Spinalparalyse. Die an dieser leidenden Personen weisen einen stark erhöhten Muskeltonus auf. Sie vermögen ihre Gliedmaßen in gewissem Umfange willkürlich zu bewegen. Vgl. auch über die Bedeutung der Pyramidenbahnen für den Menschen: *Max Rothmann*: Z. f. klin. Med. **48**. H. 1/2 (1903).

Betrachten wir nun die Folgen der Ausschaltung von Anteilen der im kortiko-spinalen System zusammengefaßten motorischen Zentren und Leitungsbahnen beim Menschen, sei es nun, daß Monoplegien oder Hemiplegien auftreten. Zunächst besteht der Eindruck einer vollständigen Lähmung. Nach einiger Zeit bildet sich ein Zustand heraus, in dem zwar alle durch Übung erworbenen besonderen Einzelbewegungen ausgeschaltet sind, dagegen sind die assoziierten Bewegungen erhalten und ferner auch die Mitbewegungen[1]). Die motorische Kraft ist bei isolierten willkürlichen Bewegungen der einzelnen Körperteile und Extremitätenabschnitte herabgesetzt. Im Einklang mit der Vernichtung von eingeübten Einzelbewegungen erscheint die Hand am meisten geschädigt, dann folgt der Arm. Dieser erscheint in seiner Bewegungsfähigkeit wiederum mehr beeinträchtigt als das Bein.

Es handelt sich beim Ausfall von Reizzuleitungen im Gebiete des Pyramidensystems nicht nur um ausbleibende Bewegungsimpulse, vielmehr weisen auftretende Folgeerscheinungen auf noch andere Störungen hin. Die „gelähmten" Gliedmaßen zeigen nämlich bei passiven Bewegungen einen als Spasmus bezeichneten federnden Widerstand. Durch sensible Reize lassen sich die Spasmen beeinflussen[2]). Wichtig ist ferner das Vorhandensein einer Steigerung der Reflexerregbarkeit, d. h. auf an und für sich geringfügige Reize erfolgen viel bedeutendere Bewegungsvorgänge, als das unter normalen Verhältnissen der Fall ist. Die Bauchdeckenreflexe fehlen. Die spastischen Erscheinungen stehen offenbar in enger Beziehung zu der folgenden, schon wiederholt erwähnten Beobachtung. Werden Anteile der motorischen Großhirnregion gereizt, dann bemerkt man nicht nur eine Kontraktion der zugehörigen Muskulatur auf der Körpergegenseite, vielmehr kommt es zugleich zu einem Nachlassen in der Spannung der Antagonisten[3]). Sie kann sich auch dann einstellen, wenn der angewandte Reiz nicht ausreichend ist, um einen äußerlich sichtbaren Einfluß auf den Agonisten auszuüben. Die erwähnte Erscheinung der Beeinflussung des Antagonisten ist reziproke Innervation genannt worden[4]). Es ist von großem Interesse, daß das Nachlassen der Spannung im Antagonisten der Kontraktion des Agonisten etwas vorausgeht[5]). Das Ausmaß der Ent-

[1]) Vgl. hierzu *Joh. Müller:* Handbuch der Physiol. 4. Aufl. **1.** 587 (1844). — *M. Schiff*: Lehrbuch der Physiologie. **1.** Lahr 1858/59. — *O. Foerster:* Die Mitbewegungen bei Gesunden, Nerven- und Geisteskranken. G. Fischer, Jena 1903. — *H. Curschmann:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **31.** 1 (1906). — *L. Huismans:* Ebenda. **40.** 221 (1910). — *Dräseke:* Ebenda. **68.** 434 (1921). — [2]) Vgl. *C. S. Sherrington*: Proceed. of the royal soc. London. **60.** 365 (1897); J. of physiol. **22.** 319 (1897/98). — [3]) *H. E. Hering*: *Pflügers* Archiv. **65.** 627 (1897); **70.** 559 (1898); Ergebnisse der Physiol. (herausgegeben von *Asher-Spiro*). 1 (2). 503 (1902). — *H. E. Hering* u. *C. S. Sherrington*: *Pflügers* Archiv. **68.** 222 (1897); vgl. auch *C. S. Sherrington*: Proceed. of the royal soc. London. **52.** 556 (1893); **53.** 407 (1893); J. of physiol. **17.** 1 (1894); Proceed. of royal soc. **60.** 414 (1896); **81.** 249 (1909); Quart. j. of experim. physiol. **1.** 67 (1908); Ergebnisse der Physiologie (herausgegeben von *Asher-Spiro*). **4.** 797 (1905), hier finden sich weitere Literaturangaben; ferner *Graham-Brown*: Ergebnisse der Physiologie. **13.** 279 (1913); **15.** 480 (1916). — [4]) Der erste der sie beobachtet hat, war *Ch. Bell*: Anat. and physiol. of the human body, 7. Ausg. **3.** 110 (1829). — [5]) Damit ist bewiesen, daß die Beeinflussung der Antagonisten nicht reflektorisch bewirkt zu sein braucht — etwa durch ihre Dehnung bei Bewegungen. Vgl. hierzu *K. Wachholder* u. *Hans Altenburger: Pflügers* Archiv. **215.** 622 (1927).

spannung ist der Anspannung des Agonisten in fein regulierter Weise angepaßt. Bei den oben erwähnten Erscheinungen des Spasmus ist dieser ganze Mechanismus der Zusammenarbeit von Agonist und Antagonist gestört, und zwar erfolgt die Tätigkeit des letzteren früher als unter normalen Verhältnissen, auch dauert die Erregung längere Zeit an[1]). Es ist ferner die Entspannung eine nicht ausreichende. Ausgelöst und unterhalten wird der Zustand des Spasmus durch spinale Reflexe. Ist deren Durchführung gestört, dann fehlt der erwähnte federnde Dehnungswiderstand in der gelähmten Gliedmaße. Hervorheben möchten wir noch, daß es zur Zeit nicht feststeht, ob die spastischen Erscheinungen bei Hemiplegien allein von Störungen im Gebiete des Pyramidenbahnsystems abhängen, oder aber, ob nicht noch andere Systeme beteiligt sind[2]). Vor allem wird man an eine Störung in den Beziehungen des ersteren zu den extrapyramidalen Systemen denken müssen. In der Tat sind beim Menschen Störungen im Gebiete der motorischen Großhirnrinde und auch der Pyramidenbahn selbst bekannt, bei denen kein Spasmus zur Beobachtung kam[3]).

Wir vermögen auf Grund dessen, was wir bis jetzt über die Beeinflussung von Muskelgewebe von seiten des Nervensystems kennengelernt haben, kein klares und erschöpfendes Bild von all jenen Vorgängen zu geben, die vor sich gehen, sobald Muskelgebiete von Impulsen getroffen werden. Es fehlt noch die Aufklärung dessen, was wir T o n u s der Muskulatur nennen. Wir wollen die Besprechung dieses schwierigen Problems noch zurückstellen und abwarten, bis wir uns über weitere Erscheinungen im ruhenden und tätigen Muskel unterrichtet haben. Erwähnen wollen wir nur, daß jeder Bewegungsvorgang eine ganze Reihe von Folgen hat. Beugen wir z. B. eine Gliedmaße, dann kommt es nicht nur, wie schon erwähnt, zu einer Entspannung des zugehörigen Streckers, vielmehr vollziehen sich in diesem mit seiner zunehmenden Dehnung Vorgänge, die zu einer Aktion gegen die Tätigkeit der Beugergruppe führen. Es kommt zu einer Tonuszunahme und in manchen Fällen sogar zu einer Kontraktion des Streckers[4]), die sich von Fall zu Fall, angepaßt an die sich vollziehende Dehnung, die wiederum von dem Umfang, der Raschheit u. s. w. der Beugerkontraktion abhängig ist, in einer in feiner Weise eingestellten B r e m s u n g der im Gang befindlichen Bewegung auswirkt[5]). Es wird eine Gegenbewegung — R ü c k s t o ß z u c k u n g genannt (wir kommen auf den ganzen Vor-

---

[1]) *F. H. Lewy*: Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **58**. 310 (1920); **63**. 256 (1921); Lehre vom Tonus und der Bewegung. S. 63. J. Springer, Berlin 1923. — — [2]) Vgl. hierzu auch *Astwazaturow:* Deutsche Z. f. Nervenheilkunde. **78**. 129 (1923). — [3]) *V. Horsley*: Brit. med. j. **2**. 125 (1909). — *G. Guillain* u. *J. A. Barré*: Travaux neurol. de guerre. Masson & Cie., Paris 1920; vgl. zu dem ganzen Problem insbesondere *Rademacher*: l. c. 223 ff. — [4]) Vgl. hierzu die Ansicht von *Sherrington* u. *Hering*: Z. f. Heilkunde. **16**. 129 (1895). — *A. Bethe* u. *H. Kast*: *Pflügers* Archiv. **194**. 98 (1922). — [5]) Vgl. hierzu u. a. *Duchenne*: Physiologie der Bewegungen (übersetzt von *Wernicke*). 1885. — *Rieger:* Untersuchungen über Muskelzustände. G. Fischer, Jena 1906; Z. f. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorgane. **31**. 1 (1903); **32**. 377 (1903); — *Max Isserlin*: *Kraepelins* psychologische Arbeiten. **6**. Heft 1 (1910). — *Isserlin* und *Lotmar*: Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **10** (1912).

gang noch eingehend zurück) — in die Wege geleitet[1]), die zur Folge hat, daß nach Aufhören der im Gang befindlichen Bewegung — im vorliegenden Falle einer Beugung — die bewegte Gliedmaße wieder in die Ausgangsstellung bzw. in die Gleichgewichtslage zurückgeführt wird. Wir können diese ganzen Vorgänge als Selbstregulation betrachten und sie in Parallele mit allen jenen in unserem Körper tätigen Vorrichtungen stellen, die selbsttätig fortlaufend gestörte Gleichgewichte in diese zurückzubringen bestrebt sind. Je mehr Beachtung das Verhalten des Agonisten und des Antagonisten bei Willkürbewegungen gefunden hat, um so mehr hat man die Bedeutung ihres fein abgestuften und den vorhandenen Bedingungen angepaßten Verhaltens erkannt[2]). Agonist und Antagonist können während der Ausführung einer Bewegung ihre Einstellung zueinander wechseln, d. h. der Agonist wird zum Antagonisten und umgekehrt. Der Antagonist wird stets zum reflektorischen Eingreifen in den Bewegungsablauf veranlaßt, wenn bei Aufhören der Tätigkeit des Agonisten die Bewegung der Extremität infolge ihrer Massenträgheit noch anhält. Ein volles Verständnis des Mechanismus der Bewegungsvorgänge und des jeweiligen Zustandes der in Frage kommenden Muskeln wird erst möglich sein, wenn wir noch die Bedeutung jener Reflexe für die ersteren kennengelernt haben[3]), für deren Auslösung schon außerordentlich geringfügige Muskeldehnungen maßgebend sind. Sie sind bisher Sehnenreflexe genannt worden. Wir werden auf sie unter der Bezeichnung Eigenreflexe noch eingehender zurückkommen.

Nur eines sei schon an dieser Stelle mit allem Nachdruck hervorgehoben, nämlich, daß bei jeder Bewegung, sei sie aktiv oder passiv ausgeführt, neben „rein" physiologischen Momenten auch psychologische eine große Bedeutung haben[4]), sofern man physiologisch und psychologisch überhaupt auseinanderhalten kann. Die psychische Einstellung macht sich in zwei Richtungen geltend, einmal im Sinne einer Kompensation, d. h. es besteht das Bestreben, die ursprüngliche Gliederstellung gegenüber äußeren Kräften zu wahren. Ferner bewirkt sie eine Adaptation, d. h. es ist das Bestreben vorhanden, den äußeren Kräften nachzugeben und sich ihnen möglichst anzupassen. Es ist von ganz besonderem Interesse, daß es bei geeigneter psychischer Einstellung, d. h. wenn die Versuchsperson sich völlig von der Außenwelt abschließt und sich ganz auf ein bestimmtes Glied mit dem Willen konzentriert, das mit ihm Auszuführende zuzulassen, möglich ist, bei Aus-

---

[1]) Vgl. hierzu auch *K. Wachholder:* Klin. Woch. **1.** 2414 (1922); *Pflügers* Archiv. **209.** 266 (1925). — *K. Wachholder* u. *H. Altenburger*: *Pflügers* Archiv. **210.** 661 (1925). — [2]) Vgl. hierzu u. a. *E. v. Brücke*: Sitzungsb. d. Akad. d. Wissensch. Wien, **76** (3). — *Winslow*: An anat. expos. of the structure of the human body. 1756. — *O. Foerster*: Die Physiologie und Pathologie der Koordination. G. Fischer, Jena 1902. — [3]) *R. Wagner*: Z. f. Biol. **83.** 59, 120 (1925). — Vgl. hierzu *R. Dittler* u. *S. Garten*: Z. f. Biol. **58.** 420 (1912). — *K. Wachholder*: *Pflügers* Archiv. **199.** 595, 625 (1923). — *Pfahl*: *Pflügers* Archiv. **188.** 298 (1921). — [4]) Vgl. hierzu *O. Foerster:* Die Physiologie und Pathologie der Koordination. G. Fischer, Jena 1902. — *v. Weizsäcker:* Deutsche med. Woch. Nr. 49 (1923). — *Leibowitz:* Deutsche Z. f. Nervenheilkd. **82.** 314 (1924). — *K. Wachholder: Pflügers* Archiv. **209.** 218 (1925). — *K. Wachholder* u. *H. Altenburger:* Ebenda. **215.** 627 (1927).

schaltung der Einwirkung äußerer Kräfte und insbesondere der Schwerkraft, z. B. bei der Hand innerhalb des Bereiches von 30° volar und 5° dorsal jede beliebige passiv eingenommene Stellung innezuhalten[1]), ohne daß sich von den Muskeln Erregungsströme ableiten lassen. Es spricht dieser Befund dafür, daß die Ruhelänge der Antagonisten den verschiedenen Gliedstellungen angepaßt wird, so daß keine Anspannung der Agonisten zur Aufrechterhaltung der angenommenen Stellung erforderlich wird. Es haben somit unsere Glieder nicht nur eine bestimmte Ruhelage, vielmehr kann innerhalb eines gewissen Bewegungsbereiches jede beliebige Gliedstellung durch eine entsprechende Veränderung der Ruhelänge der in Frage kommenden Muskeln zur Ruhestellung des Gliedes gestaltet werden. Unter Ruhelage eines Gliedes wird eine Stellung verstanden, die, wenn die Einwirkung aller äußeren Kräfte — zumal der Schwerkraft — ausgeschaltet ist, ohne jede aktive Muskeltätigkeit innegehalten werden kann, und zwar weil sich die inneren passiven Kräfte — Elastizitätskräfte — das Gleichgewicht halten. Es erinnert die erwähnte Beobachtung an eine Erscheinung, die wir bereits kennengelernt haben, nämlich an das Verhalten glattmuskeliger Hohlorgane. Wir haben insbesondere bei der Harnblase darauf hingewiesen[2]), daß ihre Muskulatur sich dem Wechsel ihres Inhaltes anpaßt, weil sie die Fähigkeit hat, in verschiedener Länge die Spannung Null anzunehmen. Es ist somit die Ruhegestalt der Hohlorgane nicht festgelegt, sondern vielmehr weitgehend veränderlich.

Bei den mittels Muskeln durchgeführten Bewegungsvorgängen ergeben sich zahlreiche Möglichkeiten von Störungen im Zusammenspiel all jener Vorgänge, die, angepaßt an die gerade herrschenden Bedingungen, sich gegenseitig bedingend, deren Regulation zum Ziele haben. Die so zahlreichen Störungen im Gebiete bestimmter Systeme des Nervensystems ergeben besonders wertvolle Anhaltspunkte für die Aufklärung des Wesens jedes einzelnen, einen bestimmten Bewegungsvorgang begleitenden Prozesses. Vor allen Dingen lassen sich aus Abweichungen Schlüsse auf den normalen Mechanismus ziehen. Bei der Hemiplegie haben wir einen solchen Fall einer Störung innerhalb eines bestimmten Systems von Zentren und Leitungsbahnen vor uns und erkennen denn auch, daß der einzelne Bewegungsvorgang im betroffenen Muskelgebiete charakteristische Veränderungen aufweist.

Ein Gegenstück zum Verhalten der in Mitleidenschaft gezogenen Muskulatur des Hemiplegikers stellt dasjenige des an Tabes dorsalis Leidenden dar. Wir haben bereits erfahren, daß bei ihr ein anderes System verändert ist. Es sind die sensiblen Bahnen, die in den Hintersträngen des Rückenmarkes emporsteigen, in ihrer Funktion gestört[3]). Die motorische Bahn ist funktionstüchtig. Bei dem an Tabes Leidenden versagen die Antagonisten dadurch, daß sie zu schlaff sind und zu spät in Tätigkeit treten[4]). Infolgedessen bricht die vorhandene Bewegung, z. B. die Beugung, plötzlich ab. Es fehlt das Einsetzen der

[1]) Vgl. *K. Wachholder* u. *H. Altenburger: Pflügers* Archiv. **216** (1927). — [2]) Physiologie II, Vorlesung 19, vgl. insbesondere *Mosso* u. *Pallacani:* Arch. ital. de biol. **1**. 97, 291 (1882). — *Grützner:* Ergebnisse der Physiol. (herausgegeben von *Asher-Spiro*). **3** (2). 12 (80) (1904). — [3]) Physiologie III, Vorlesung 22. — [4]) Vgl. hierzu auch *Silfverskiöld:* Acta chirurg. scandin. **56**. H. 4 (1922).

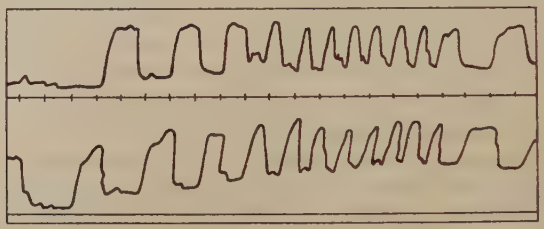
Gegenaktion — auch Rückstoß genannt — von seiten der Antagonisten[1]). Im Gegensatz dazu haben wir, wie schon betont, beim Hemiplegiker eine zu große Neigung der Antagonisten zur Anspannung. Die im Gang befindliche Bewegung wird dadurch zu frühzeitig gebremst. Es kann die Bremsung wiederum zu einem spastischen Gegenstoß führen, der seinerseits wiederum einem antagonistischen Rückstoß ruft, bis schließlich die Bewegung zur Ruhe kommt. Es ist übrigens sehr interessant, daß bei Vorhandensein von Störungen im Bewegungsablauf sich Anpassungen herausbilden, die diese in ihren Folgen wesentlich herabmildern.

Wir haben dieser Störungen an dieser Stelle deshalb gedacht, weil sie uns in besonders eindringlicher Weise vor Augen führen, daß ein anscheinend einfach verlaufender Vorgang in Wirklichkeit eine Summe von Einzelvorgängen umfaßt. Je mehr wir Einblick in „Kettenvorgänge" gewinnen, d. h. je mehr wir Glied um Glied von Prozessen überblicken, die uns in ihrem Endergebnis als recht einfach erscheinen, um so mehr vermögen wir solche in das Geschehen im gesamten Organismus einzureihen. Wir machen uns, je mehr wir uns in die einzelnen Funktionen des Organismus vertiefen, ganz von selbst von der Vorstellung frei, daß unser Körper eine Zusammenfassung von mehr oder weniger selbständigen Einzelzellen darstellen könnte, ja wir erkennen darüber hinaus, daß wir weder Stoffwechselvorgänge, noch einzelnes Geschehen in diesem oder jenem Organ voll erfassen können, wenn wir nicht zugleich beständig das Zusammenspiel aller Einzelfunktionen im gesamten Organismus betrachten. Ein einzelner Bewegungsvorgang bewirkt eine Summe von Geschehnissen. Diese machen sich rückwirkend auf viele mit ihnen kaum mehr direkt verknüpfte Tätigkeiten innerhalb zahlreicher Gewebe geltend. Wir brauchen nur flüchtig an die energetischen Prozesse, welche die Muskeltätigkeit zur Voraussetzung hat, und an die mit ihnen verknüpften Stoffwechselvorgänge zu erinnern und uns vorzustellen, in welcher Art und Weise die Blutzufuhr zum tätigen Muskel geregelt wird, und wie fortwährend Regulationen notwendig sind, um das erforderliche Energiematerial herbeizuschaffen, und ferner Verschiebungen von Gleichgewichten (z. B. Ausgleich von Reaktionsänderungen) entgegenzuwirken u. s. w., um zu verstehen, was es bedeutet, wenn bestimmte Zellarten in besondere Tätigkeit geraten. Erst dann, wenn wir bei jeder scheinbar noch so scharf umgrenzten Funktion unseren Blick weiter schweifen lassen und der Bedingungen gedenken, die für ihre Durchführung erforderlich sind, eröffnet sich uns die Möglichkeit, Störungen in ihrer Bedingtheit klar zu erfassen und sie zum Aufbau einer Vorstellung normaler Geschehnisse zu verwerten. So sagt uns das besondere Verhalten der Antagonisten bei der Tabes, daß sensible Anteile des Nervensystems bei deren Einspringen im Anschluß an die stattfindende Dehnung beteiligt sind. Es sind Reflexvorgänge, die sich auswirken, und zwar sind es allem Anschein nach nicht nur solche, die ausschließlich im Rückenmark verlaufende Nervenbahnen benützen, vielmehr sind offenbar auch höher gelegene Zentren beteiligt.

[1]) Vgl. *F. H. Lewy*: Die Lehre vom Tonus l. c. 58.

In sehr überzeugender Weise ließ sich an solchen Personen, bei denen Gliedmaßenanteile unter Wegfall von Gelenken amputiert worden waren, der Nachweis der reziproken Innervation und der Bremsung nachweisen. Es wurden in solchen Fällen die Beuger und Strecker zur Erreichung größerer Wirkung je für sich vereinigt und durch Bildung eines überhäuteten Kanales, der die Muskelmasse durchsetzte, die Möglichkeit der Anbringung einer aktiv von den gebildeten Muskelwülsten aus bewegbaren Prothese geschaffen[1]). Es stehen diese unter ganz anderen Bedingungen als die entsprechenden Muskeln unter normalen Verhältnissen. Es fehlt der zweite Ansatz an einem Knochenteil und damit die entsprechende Ausgangsspannung. Es fallen ohne Zweifel auch mancherlei Reize weg, die sich bei normaler Lage der Synergisten geltend machen können. Es gilt dies insbesondere von den propriozeptiven Reizen. Es zeigte sich nun, daß z. B. bei der Vorstellung einer Streckbewegung des Armes der Beugerwulst sich verlängerte. d. h. es trat das Ergebnis der reziproken Innervation klar zutage[2]). In Abb. 20[3]) ist das Ergebnis eines solchen Versuches dargestellt. Der

Abb. 20.



Versuchsperson, die einen Oberarmstumpf besaß, dessen Strecker und Beuger mit einem Schreibhebel in Beziehung standen, der ihren jeweiligen Zustand auf eine mit berußtem Papier versehene, in Rotation befindliche Trommel aufschrieb, wurde zuerst in langsamem, dann in schnellerem und hierauf wieder in langsamerem Tempo der Befehl: beugen! — strecken! u. s. w. erteilt. Man erkennt in Abb. 20, wie beim Ansteigen des mit den Streckern verbundenen Hebels (obere Kurve) sich derjenige, der den Zustand der Beuger aufzeichnete (untere Kurve), senkte. Bewegungsvorstellungen bestimmter Art lassen sich am besten hervorrufen, wenn mit der vollwertigen Gliedmaße die entsprechenden Bewegungen ausgeführt werden[4]). Es ist mit teilweisem Erfolg ver-

[1]) *Sauerbruch*: Die willkürlich bewegbare künstliche Hand. Berlin 1916 (hier findet sich weitere Literatur). — [2]) *A. Bethe*: Münchener med. Woch. **63**, Nr. 45. 1577 (1916). — *A. Bethe* u. *H. Kast*: *Pflügers* Archiv. **194**, 77 (1922). — Vgl. gegenteilige Beobachtungen bei *F. H. Lewy*: Die Lehre vom Tonus. l. c. S. 74 ff. — [3]) Entnommen: *A. Bethe*: Münchener med. Woch. **63**. 1578 (1916). — [4]) Es ist von großem Interesse, daß Amputierte „in Gedanken" am häufigsten die Finger, dann das Handgelenk und am seltensten das Ellbogengelenk bewegen können. Vgl. hierzu *D. Katz*: Beihefte z. Ztschr. f. angewandte Psychologie Nr. 25. Leipzig 1921. — *N. Ach*: Zur Psychologie der Amputierten. Engelmann, Leipzig 1920. — *A. Bethe* u. *H. Kast*: *Pflügers* Archiv. **194**. 77 (1922).

sucht worden, die aufeinander eingestellte Zusammenarbeit von Agonist und Antagonist aufzuheben, und zwar zum Zwecke der Energiesparung bei der Ausführung bestimmter Bewegungen bei Amputierten. Hierbei zeigte es sich, wie außerordentlich eng verknüpft Agonist und Antagonist sind. Es gelang nur vereinzelt bei langdauernder Übung, die gleichzeitig mit der Kontraktion des Agonisten eintretende Verlängerung des Antagonisten auszuschalten.

Bei Personen mit Amputationsstümpfen ließ sich weiterhin feststellen, daß die S. 30 erwähnte Kontraktion des Antagonisten auch dann zustande kommt, wenn die Gelegenheit zur Ausbildung propriozeptiver Reize durch seine Dehnung nicht gegeben ist[1]). Es kommt hier offenbar ein zentraler Vorgang in Betracht. Es ist an die folgende Möglichkeit gedacht worden. Nehmen wir an, daß von einer bestimmten Stelle der Großhirnrinde ein Impuls zur Kontraktion einer bestimmten Muskelgruppe bzw. eines bestimmten Muskels ausgehe, dann hat das zur Folge, daß jene Zentren, die in Beziehung zu den Antagonisten stehen, in ihrer Erregbarkeit eine Veränderung in einem Sinne erleiden, der zur Folge hat, daß jene Muskeln in ihrer Spannung nachlassen. Wir wollen mit voller Absicht keine bestimmten Ausdrücke, wie Herabsetzung der Erregbarkeit, Hemmungsvorgänge u. dgl., anwenden. Sie besagen mehr, als wir wissen, und erwecken Vorstellungen bestimmter Art, für die wir keine Unterlage haben. Eine sog. Hemmung braucht durchaus keine Herabsetzung oder gar eine Ausschaltung einer Erregung zu sein, vielmehr besteht die Möglichkeit einer Einwirkung im Sinne der Schaffung eines Zustandes, die einer Reizwirkung entspricht, jedoch sich in einem Nachlassen des gerade vorhandenen Spannungszustandes auswirkt. Wir haben seinerzeit erfahren, daß bestimmte Ionen die Quellung bestimmter im kolloiden Zustand befindlicher Teilchen begünstigen, während andere entquellend wirken[2]). Wir sprechen im letzteren Falle auch nicht von einer Hemmung der Quellung, vielmehr betrachten wir die Wechselbeziehung jedes einzelnen Ions zum Zustand der kolloiden Teilchen und ihres Dispersionsmittels. Von gleichen Gesichtspunkten aus erblicken wir in der Erhöhung und Erniedrigung der Spannung von Muskeln bestimmte Zustandsformen der jenen Vorgängen zugrunde liegenden Substrate. Nun folgen zentral jenen Impulsen, die zunächst zu einer Verlängerung der Antagonisten führen, solche, die ihre Verkürzung bedingen. *Sherrington* hat von einer simultanen und sukzessiven Induktion gesprochen[3]), die jeweils von jener Großhirnrindenstelle ausgehen soll, die gerade Impulse im Sinne eines Kontraktionsvorganges aussendet. Das Nachlassen der Spannung der Antagonisten würde die simultane und die den Rückstoß bedingende, die sukzessive Induktion bedeuten. Diese Bezeichnungsweise ist Erscheinungen entnommen, die wir auf

---

[1]) Vgl. *F. H. Lewy*: Die Lehre vom Tonus. l. c. S. 74 ff. — [2]) Vgl. Physiologische Chemie II. Vorlesung 10. — [3]) *C. S. Sherrington*: Proceed. of the royal soc. **77** (B). 478 (1906). — *Graham-Brown:* Ergebnisse d. Physiol. (herausg. v. *Asher* u. *Spiro*). **13**. 279 (1913); **15**. 380 (1916). — Vgl. auch *Isserlin*: Über den Ablauf einfacher willkürlicher Bewegungen. Engelmann, Leipzig 1910. — *R. Springer*: Z. f. Biol. **63**. 211 (1914). — *F. H. Lewy*: Z. f. Neurol. u. Psychiatrie **63**. 256 (1921).

dem Gebiete der Sinnesphysiologie kennengelernt haben[1]). Sie vermögen natürlich das Wesen der ganzen Vorgänge nicht zu erfassen. Für uns ist wesentlich, daß erkannt worden ist, daß die zusammenwirkenden Muskeln zentral auf das innigste miteinander verknüpft sind. Jeder Vorgang im Rindenzentrum des Agonisten findet sein Echo in einem solchen des Antagonisten und umgekehrt. Es handelt sich somit bei jedem Bewegungsvorgang um eine Reihe zusammengekoppelter Vorgänge mit entsprechenden Reaktionen.

Um Mißverständnissen vorzubeugen, wollen wir noch ausdrücklich hervorheben, daß mit dem Nachweis, daß von Großhirnrindenzentren aus in bestimmter Weise ablaufende Einwirkungen auf Antagonisten zustande kommen, keineswegs ausgeschlossen ist, daß propriozeptive Reize, die mit deren Dehnung zustande kommen, von Einfluß sind. Vielmehr dürften diese stets in modifizierender Weise eingreifen und Anpassungsvorgänge an gerade vorhandene Bedingungen ermöglichen. Mit allem Nachdruck möchten wir noch darauf hinweisen, daß der geschilderte Ablauf in der Zusammenarbeit von Agonisten und Antagonisten je nach dem in Frage kommenden Muskelgebiet und je nach den vorhandenen Bedingungen — z. B. je nach der Art der vorausgegangenen Bewegung u. s. w. — in mannigfacher Weise beeinflußt und abgeändert sein kann. Wir werden, nachdem wir uns mit dem Muskeltonus und dem Reflexvorgang beschäftigt haben, ein tieferes Verständnis für den ganzen in Frage kommenden Einflußkomplex erhalten, als das jetzt der Fall ist.

Die erwähnten Beobachtungen über das Zusammenwirken mehrerer Muskeln bei einem bestimmten Bewegungsvorgang rufen die Erinnerung an all das wach, was wir über die besondere Organisation aller jener Einrichtungen mitgeteilt haben, die dem Sprechen, Schreiben u. s. w. zugrunde liegen[2]). Wir erkannten, daß mannigfaltige Einwirkungen von sensiblen und sensorischen Gebieten aus zu Bewegungsvorstellungen führen, die sich schließlich automatisch in der Zusammenfassung zahlreicher motorischer Zentren auswirken. Beim motorischen Sprachzentrum haben wir z. B. die in fein abgestufter Weise geregelte Innervation aller jener motorischen Rindenzentren vor uns, die mit Muskelgebieten in Beziehung stehen, die beim Vorgang des Sprechens mitwirken. Wir erkannten, daß es keine besondere Sprachbahn gibt, vielmehr sind die Leitungsbahnen für verschiedenartige Erregungszuleitungen von verschiedenen Zentren aus dieselben. Es kommt auf die quantitativ abgestufte Erregung an und vor allem auf die entsprechende gemeinsame Innervation der für einen bestimmten Bewegungsvorgang erforderlichen Muskeln. Nun haben wir bereits erfahren, daß bei Reizung von motorischen Rindenzentren keine Zuckungen von einzelnen Muskeln erfolgen, vielmehr kommen Bewegungsvorgänge zustande. Es ist naheliegend, sich die Vorstellung zu eigen zu machen, daß für jeden Bewegungsvorgang in der Großhirnrinde Stellen vorhanden sind, von denen aus mittels Assoziationsbahnen die in Frage kommenden kortikalen Muskelzentren beherrscht werden. Übung verknüpft bestimmte Muskelgruppen in wechselseitiger Funktion miteinander. Es bildet sich

[1]) Vgl. Physiologie III, Vorlesung 7. — [2]) Vgl. Physiologie III, Vorlesung 14.

eine bestimmte Bewegungsvorstellung aus, die, wenn wachgerufen, zu einem bestimmten Bewegungsablauf führt. Ohne genaues Studium der in unserem Körper vorhandenen Muskeln vermögen wir nicht auszusagen, welche Muskeln bei einem bestimmten Bewegungsvorgang in Frage kommen. Wir innervieren nicht den Bizeps des Armes, wenn wir diesen im Ellbogengelenk beugen wollen, vielmehr beherrscht die Vorstellung des Armbeugens den ganzen Vorgang. Selbst dann, wenn wir die an der Bewegung des einzelnen Gelenkes beteiligten Muskeln anatomisch festgestellt haben, vermögen wir uns übrigens noch kein umfassendes Bild von der Anteilnahme jedes einzelnen Muskels am speziellen Bewegungsvorgang zu machen, weil jede Stellungsveränderung der einzelnen Gliedmaße neue mechanische Bedingungen schafft und z. B. den oder die in Frage kommenden Hebelarme verändert. Dazu kommt das Eingreifen der Antagonisten, deren Mitwirkung erst durch die direkte Beobachtung, kombiniert mit allen jenen Methoden, die uns über den Funktionszustand erregter und nichterregter Gewebe unterrichten, aufgedeckt worden ist.

Von den erwähnten Vorstellungen aus hätten wir innerhalb der motorischen Großhirnrinde mannigfaltige Zentren anzunehmen. Wir haben es mit Stellen zu tun, deren Ganglienzellen auf bestimmte Anreize hin Erregungen nach der Peripherie senden. Die Folge davon sind Zustandsänderungen in der zugehörigen Muskulatur. Sie können sich in Spannungsänderungen äußern und darüber hinaus zu Verkürzungen von Muskeln führen. Für die Reizzuleitung zu jenen Stellen, von denen aus bestimmte Muskelgebiete zugleich innerviert werden, müssen Zentren vorhanden sein, die, von bestimmten Bewegungsvorstellungen aus geleitet, diesen Reize in fein abgestufter Weise vermitteln.

Der Umstand, daß Vorstellungen an Bewegungsvorgängen beteiligt sind, erweckt die Erinnerung an die enge Zusammenarbeit von sensiblen und motorischen Systemen. Jeder Bewegungsvorgang führt zur Auslösung von Erregungen innerhalb von bestimmten Sinnesorganen und den zugehörigen sensiblen Leitungsbahnen. Beständig werden solche, die durch den augenblicklichen Dehnungszustand der Haut, der Muskeln, Sehnen, Faszien u. s. w. der den bewegten Gelenken benachbarten Körpergegenden bedingt sind, nach bestimmten Zentren laufen[1]).

Beobachten wir uns selbst, wenn wir eine uns bis dahin ungewohnte Bewegung einüben. Wir lernen z. B. das Schreiben mit einer Schreibmaschine. Wir suchen die einzelnen Buchstaben, üben die Umstellung, um bald große, bald kleine Buchstaben anbringen zu können. Wir greifen mehr oder weniger oft fehl. Bald verwenden wir die Schreibmaschine, ohne uns um die eingelernten Einzelheiten zu kümmern, ja wir sind schließlich außerstande anzugeben, an welchem Orte die einzelnen Buchstabentasten sich befinden, während wir mit großer Geschwindigkeit Wort um Wort mit ihrer Hilfe prägen. Wir schalten um, ohne uns zu besinnen. Wir bemerken ferner, daß wir nach erfolgter Einübung einer

[1]) Vgl. über die Feststellung solcher „afferenter" Impulse nach Dehnung u. s. w. von Muskeln: *E. D. Adrian* und *Y. Zotterman:* J. of physiol. **61**. 465 (1926). — *E. D. Adrian:* J. of physiol. **61**. 49 (1926).

Bewegung viel weniger leicht ermüden. Ferner läßt sich der Nachweis führen, daß die einzelnen Bewegungen, auch vom energetischen Standpunkt aus betrachtet, sich verbessern. Wir lernen manche unnütze Bewegung auszuschalten. Vor allem werden Mitbewegungen möglichst vermieden. Es wird der einzelne Bewegungsvorgang mehr und mehr mit dem Mindestmaß an erforderlicher Innervation der in Frage kommenden Muskeln geleitet. Haben wir schwimmen gelernt, dann erfolgen die Schwimmbewegungen auch dann sofort wieder in geeigneter Weise, wenn wir lange Zeit hindurch keine Möglichkeit hatten, sie auszuführen. Das gleiche gilt von vielen anderen kombinierten Bewegungsvorgängen. Es verbleiben Erinnerungen an einmal eingeübte Bewegungsabläufe. Rasch ist das erforderliche Zusammenspiel der verschiedenen Muskelgruppen wieder geweckt.

Von diesen Gesichtspunkten aus erscheint es uns verständlich, daß sich neue Assoziationen knüpfen und vorhandene sich lösen können. Erforderlich ist immer nur eine Beziehung zu den entsprechenden Muskelzentren im Rückenmark. Es ist, wie wir schon betont haben, nicht unbedingt erforderlich, daß diese durch die Pyramidenbahn hergestellt wird. Es scheint, als ob jene Ganglienzellensysteme, die sich in die Tractus cortico-spinales fortsetzen, immer dann betätigt werden, wenn es gilt, neue Assoziationen zu bilden und ferner Bewegungsvorgänge auszuführen, die einer besonders fein ausgearbeiteten Führung bedürfen. Im übrigen können auch andere Wege eingeschlagen werden, wenn in der motorischen Hirnrinde entstandene Erregungen auf motorische Vorderhornzellen übertragen werden sollen. Wir haben schon von Bemühungen berichtet, die zum Ziel hatten, die assoziierte Zusammenarbeit von Agonisten und Antagonisten zu lösen und jeder Muskelgruppe Selbständigkeit zu erringen. Es gibt nun eine Infektionskrankheit, bei der im wesentlichen Vorderhornzellen vernichtet werden. Es ist dies die Poliomyelitis anterior acuta genannte Krankheit. Die Folgen lassen sich aus dem bisher Dargelegten ohne weiteres ableiten. Es sind die S. 13 erwähnten Reflexbogen vernichtet, d. h. es besteht die Unmöglichkeit der Reizüberleitung von sensiblen Bahnen auf die betreffenden motorischen. Aber auch von höher gelegenen Zentren aus ist jede Beeinflussung der dem betroffenen Kerngebiet zugehörigen Muskulatur ausgeschaltet. Die Folge davon ist eine schlaffe Lähmung. So kann, um ein Beispiel anzuführen, der Quadrizeps gelähmt sein. Er atrophiert im Laufe der Zeit vollkommen. Die von einer solchen Lähmung betroffene Person kann beim Stehen das Bein mittels des M. glutaeus maximus gestreckt erhalten, sie vermag jedoch das frei schwebende Bein nicht zu strecken. Beim Gehen knickt sie ein und stürzt. Es bedeutet eine der segensreichsten Taten der Forscher auf dem Gebiete der Orthopädie, Methoden ausfindig gemacht zu haben, die in weitgehender Weise Ersatz für ausgefallene Muskeln schaffen und so im vorliegenden Falle ein sicheres Gehvermögen vermitteln. Es ist dies die Sehnenverpflanzung. Es wird z. B. ein Teil der Sehne des M. biceps femoris von ihrem Ansatz losgelöst und mit der Patella in feste Beziehung gebracht. Der Patient muß nun durch systematische Übung erlernen, die beiden Bizepsanteile getrennt zu innervieren. Der an der Patella angebrachte Anteil übernimmt die Streckfunktion, und

der an der natürlichen Insertionsstelle verbliebene wirkt, wie zuvor, als Beuger. Gewiß spielt bei diesem Umlernen, das sehr verschieden rasch erfolgt und vielfach auch gar nicht erreicht wird, der Umstand eine bedeutsame Rolle, daß es sich um Muskulatur handelt, die unter normalen Verhältnissen mit jener, die ausgefallen ist, zusammengearbeitet hat. Wir benützen Anteile des Antagonisten und machen aus ihm einerseits einen Agonisten, und andererseits lassen wir dem anderen Anteil seine Funktion als Antagonist. Hierzu kommt noch, daß der Bizeps des Beines, wie wir noch erfahren werden, unter gewissen Umständen Streckfunktion entfalten kann. Es wird von großem Interesse sein, das funktionelle Schicksal von Muskeln, denen neue Angriffspunkte und damit neue Aufgaben zuerteilt sind, weiter zu verfolgen, d. h. mittels genauer Methoden ausfindig zu machen, ob und wann in dem bisher bald als Agonist, bald als Antagonist tätigen Muskel eine Spaltung in seiner Funktion im Sinne einer Gegensätzlichkeit des Zustandes seiner Anteile erfolgt.

Weiterhin sind Fälle der folgenden Art von größtem Interesse. Man hat nach Degeneration des N. facialis den zentralen Anteil des funktionstüchtigen, durchschnittenen N. accessorius oder einen in gleicher Weise behandelten Ast dieses Nerven in die Bahn des genannten degenerierten Nerven geleitet[1]). Wir werden später erfahren, daß nach Durchschneidung peripherer Nerven unter Beteiligung von Zellen des peripheren Nervenanteiles eine Regeneration vom zentralen Ende, d. h. von jenem Teil aus möglich ist, der mit der zugehörigen Ganglienzelle in Verbindung steht. So wächst denn im vorliegenden Fall der N. accessorius aus und erreicht Muskeln, die zuvor vom N. facialis innerviert waren. Erfolgen nun Erregungszuleitungen in der erwähnten Bahn, so treten die mit ihr in Zusammenhang stehenden Muskeln in Funktion. Will z. B. die betreffende Person die Schulter heben, dann verzieht sie zugleich ihr Gesicht. Durch fortgesetzte Übung sollen manche Personen so weit kommen, daß sie lernen, die mimische Muskulatur für sich zu innervieren. An Stelle des N. accessorius ist auch der N. hypoglossus gewählt worden. Die Zunge besitzt eine bilaterale Innervation. Infolgedessen wird nach Ausfall des einen N. hypoglossus das Kauen und Sprechen nur wenig beeinträchtigt. Es atrophiert allerdings die eine Zungenhälfte weitgehend. Zunächst wird eine Person, bei der der Hypoglossus die mimische Muskulatur versorgt, beim Sprechen eine sehr lebhafte Mimik aufweisen. Mit der Zeit läßt sich eine zentrale Trennung der beiden Innervationsgebiete — Zunge und „Fazialismuskulatur" — in recht weitgehender Weise erreichen. Sehr interessant ist auch, daß beim Versagen von Empfindungszentren — z. B. des optischen — der einen Hemisphäre umfassende Neueinstellungen möglich sind. So ist festgestellt, daß bei Ausfall des einen Rindensehzentrums[2]) zwar bei der Untersuchung mit dem Perimeter[3]) Hemianopsie in Erscheinung tritt. Unter gewöhnlichen Verhältnissen hat jedoch der Patient kein dem halben Gesichtsfeld entsprechendes Seh-

[1]) Vgl. z. B. *Ballance*: St. Thomas hospital reports 1895. — *Körte*: Deutsche med. Wochenschr. Nr. 17 (1903.) — *Fedor Krause* u. *Emil Heymann*: Lehrbuch der chirurg. Operationen. 2. Aufl. S. 401. Urban & Schwarzenberg, Berlin u. Wien 1914. — [2]) Physiologie III, Vorlesung 9. — [3]) Vgl. Physiologie III, S. 161.

feld, vielmehr bildet sich innerhalb der Lichtempfindungen vermittelnden Netzhaut außerhalb der Makula eine neue Stelle des schärfsten Sehens aus[1]).

Ein direkter Beweis für die Möglichkeit der Anpassung von motorischen Großhirnrindenzentren an vorhandene Anforderungen ist durch den folgenden Versuch zu erbringen versucht worden[2]). Es wurde einem Hund einer der Nervenstränge des linken Plexus brachialis durchschnitten. Der zentrale Stumpf wurde mit dem peripheren des entsprechenden Stranges der rechten Seite zur Verheilung gebracht. 8 Monate nach der Operation hatte die Reizung der rechten motorischen Großhirnrindenzone Bewegungen beider Vorderpfoten zur Folge. Vom entsprechenden linken motorischen Rindenfeld war durch Reizung kein Erfolg zu erzielen. Es war also, da die willkürlich ausgelösten Bewegungen beider Vorderbeine koordinierte waren, ohne Zweifel das eine motorische Feld so eingestellt, daß es beiden Beinen und nicht nur der ihm entsprechenden (auf der Gegenseite gelegenen) Extremität Impulse übermittelte. Es dürfte die Neueinstellung des betreffenden Rindenzentrums von Erregungen aus erfolgt sein, die propriozeptiven Reizen der zugehörigen Muskulatur entsprangen. Derartige Versuche bedürfen dringend einer Wiederholung. An und für sich können wir uns auf Grund der vorliegenden Erfahrungen ganz gut denken, daß das eine Vorderbein mittels gekreuzter Reflexe vom anderen aus in seinen Bewegungen beeinflußt wird. Ferner kommt das extrapyramidale System in Betracht. Es gilt, diese Mechanismen auszuschließen und eindeutig zu beweisen, daß die eine motorische Zone beide Beine mit Impulsen versieht, wenn es zur Ausführung von koordinierten Bewegungen kommt.

Diese Beobachtungen zeigen uns, daß die Möglichkeit einer Umstellung bestehender Assoziationen vorhanden ist. Dieser Befund überrascht uns nicht, wenn wir uns von der Idee frei machen, als bestünden in der motorischen Rindenregion Muskelzentren, die von sich aus bestimmte Muskelgebiete mit Impulsen versorgen. In Wirklichkeit werden diese Zentren von ihnen vorgesetzten, mehrere von ihnen in bestimmter Weise zusammenfassenden Zentren beherrscht, die ihrerseits in ihrer Tätigkeit von Bewegungsvorstellungen geleitet sind. Der besondere Fall des motorischen Sprachzentrums mit seinen Beziehungen zu Wortklangbildern und entsprechenden Bewegungsvorstellungen und jenen zu den in der Nachbarschaft liegenden Muskelzentren, die alle Bewegungen in die Wege leiten, die beim Sprechen erforderlich sind, stellt ein besonders eingehend erforschtes Beispiel eines ganz allgemein durchgeführten Systems der Organisation der gesamten motorischen Leistungen dar. Wir erinnern uns der unmittelbaren Nachbarschaft von sensorischen und motorischen Zentren in der Großhirnrinde. Gewiß bestehen mittels besonderer

---

[1]) Vgl. *Fuchs:* Psychologische Untersuchungen hirnpathologischer Fälle, herausgegeben von *Gelb* und *Goldstein*. **1**. (1920); Psychologische Forschung. **1**. (1921). — Vgl. auch *K. Goldstein:* Deutsche Z. f. Nervenheilkd. **77**. 7 (1923). — [2]) *W. A. Osborne* u. *B. Kilvington:* Brain. **33**. 261 (1910). — Vgl. auch *R. Kennedy:* Philosoph. transact. **205** (B). 27 (1914).

Bahnen die mannigfachsten Beziehungen zwischen Geschehnissen in sensorischen und motorischen Anteilen der Großhirnrinde. In dieser Hinsicht ist von besonderem Interesse, daß unterschwellige Reize, die auf die Rinde der hinteren Zentralwindung — d. h. im sensorischen Gebiete — einwirken, imstande sind, an und für sich unwirksame, auf die vordere Zentralwindung ausgeübte Reize wirksam zu machen[1]).

Es wiederholt sich in gewissem Sinne — jedoch in viel mannigfaltigerer Weise — in der Großhirnrinde diejenige Organisation, die wir auch an anderen Stellen des Zentralnervensystems finden. Es sei in dieser Hinsicht z. B. an die Beziehungen von Sinnesorganen und den von ihnen ausgehenden Bahnen zu motorischen Vorderhornzellen erinnert. Bestehen zwischen Reflexvorgängen und jenen Prozessen, die wir als bewußte bezeichnen, auch Ähnlichkeiten, so weist doch die Mannigfaltigkeit der möglichen Assoziationen mit ihren Folgen die mit Willen ausgelöste Bewegung in eine Sonderstellung, ganz abgesehen davon, daß wir zur Zeit außerstande sind, den willkürlich ausgelösten Erregungsvorgang mit einer bestimmten Vorstellung seines Wesens zu umgeben. Wir sprechen von Impulsen, ohne daß wir jedoch imstande wären, sie in Analogie mit bekanntem Geschehen zu bringen. Das einen bestimmten willkürlichen Vorgang auslösende Moment ist uns noch unbekannt. In Wirklichkeit sind wir übrigens bei den Reflexvorgängen in mancher Hinsicht auch nicht viel besser daran. Es kann uns nicht genügen, zum Ausdruck zu bringen, daß z. B. eine Berührung, ohne daß es zu einer Empfindung zu kommen braucht, zu einer Abwehrbewegung führt. Wir möchten gerne erfahren, wie sich die Berührung im Erregungszustand auswirkt. Handelt es sich um eine Umwandlung einer bestimmten Energieform in eine noch unbekannte? Wie ist der willkürlich erteilte Impuls energetisch zu beurteilen? Die Zahl der Fragen ist unerschöpflich, wenn wir uns mit den Höchstleistungen unseres Organismus befassen und in die Tiefe dringen wollen.

Der Umstand, daß die Möglichkeit besteht, alte Assoziationen zu lösen und neue zu knüpfen, spornt uns an, nichts unversucht zu lassen, um bei Störungen im Gebiete motorischer Organisationen Ersatz zu schaffen. Jeder Einzelfall eröffnet Möglichkeiten der Sammlung neuer Erfahrungen. Das „gewohnte" Bild der Hemiplegie darf uns nicht abstumpfen. Es gilt vielmehr zu handeln, und wenn möglich durch Übung und Nachhilfe die aufgetretenen Folgen zu bekämpfen.

Im Hinblick auf Assoziationen, durch die bestimmte Stellen des Zentralnervensystems in Beziehung zueinander gebracht werden können, sind Beobachtungen der folgenden Art von größtem Interesse. Es ist z. B. ein Fall festgestellt, bei dem eine umschriebene Zerstörung des kortikalen „Handzentrums" vorhanden war[2]). Neben Störungen der Motilität in der dem Herd entgegengesetzt liegenden Hand zeigten sich an ihr auch solche der Sensibilität, und zwar nicht nur in ihrem Bereiche, sondern es war der Fuß mitbetroffen. Bei einer anderen Person fand sich bei

[1]) Vgl. *Grünbaum* u. *Sherrington:* Proceed. royal soc. **69**. 206 (1902); **72**. 152 (1904). — [2]) *K. Goldstein*: Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **38**. (1916): Neurol. Zbl. **36**. 484 (1917).

strichförmiger Narbe auf der Höhe des unteren Abschnittes der Zentralwindungen eine motorische und sensible Störung im Gebiete des Daumens und der großen Zehe und am Mundwinkel. Weiterhin wurde ein anatomisch genau geprüfter Fall beobachtet[1]), bei dem ein Herd an der Grenze des Hand- und Gesichtszentrums vorhanden war, und bei dem neben Hand- und Mundwinkelgegend auch der Fuß in seiner Motilität und Sensibilität beeinträchtigt war, obwohl das „Fußzentrum" und auch die zwischen ihm und dem Handzentrum liegenden Rindenanteile keine Veränderungen aufwiesen. Dieser Befund wird im Sinne eines phylogenetisch begründeten funktionellen Zusammenhanges zwischen Hand und Fuß gedeutet. Uns interessieren solche Feststellungen deshalb so sehr, weil sie uns davor bewahren, die Lokalisation der einzelnen Muskelgruppen in der motorischen Großhirnrinde schematisch aufzufassen. Gewiß ist jeder einzelne Muskel in ihr vertreten. Maßgebend ist jedoch für die Funktion die Zusammenfassung der einzelnen „Muskelzentren" zu zusammenarbeitenden Komplexen. Es können so räumlich weit getrennte motorische Zentren zu einer funktionellen Einheit zusammengeführt werden.

Zum Schlusse wollen wir noch darauf hinweisen, daß wir in der Lage sind, Nervenbahnen, die bestimmten Systemen angehören, auf den folgenden zwei Wegen zu folgen. Die Erfahrung hat gezeigt, daß sie nicht alle gleichzeitig mit Markscheiden versehen werden[2]). Der Umstand, daß sich markhaltige und markfreie Bahnen gut unterscheiden lassen, ermöglicht es, ein Bahnsystem nach dem anderen während der Entwicklung eines Organismus in seinem Verlauf zu kennzeichnen. Ein anderer Weg, Nervenbahnen folgen zu können, beruht auf der wichtigen Erscheinung, auf die wir noch eingehender zurückkommen, daß Nervenfasern, die von der zugehörigen Ganglienzelle abgetrennt sind, degenerieren[3]). Das gleiche ist der Fall, wenn die erwähnte Zelle selbst zerstört wird. Sehr interessant ist die Feststellung, daß eine Ganglienzelle, deren Nervenfaser durchtrennt ist, nach einiger Zeit auch Veränderungen aufweist. Dieser Umstand ermöglicht es uns, zu erkennen, mit welcher Nervenzelle eine bestimmte Nervenbahn in Beziehung steht. Wird die motorische Rindenregion zerstört, dann finden wir im Gebiete der Pyramidenbahnen Degenerationen[4]). Das gleiche ist der Fall, wenn sie selbst durchtrennt werden. Es entarten dann die zwischen der Durchtrennungsstelle und den Vorderhornzellen liegenden Anteile der genannten motorischen Bahn. Die Erregbarkeit der Pyramidenbahn erlischt etwa acht Tage nach erfolgter Ausschaltung der zugehörigen Rindenzentren[5]). Während des Degenerationsvorganges zeigen die mit den zugrunde gehenden Bahnen in Beziehung stehenden Muskeln spastische Steifheit; ferner sind die

---

[1]) *Walter Börnstein*: Klin. Wochenschr. **4**. 487 (1925). — [2]) *Flechsig*: Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen. Leipzig 1876; Anatomie des menschlichen Gehirns und Rückenmarks auf myelogenetischer Grundlage. Leipzig 1920. — [3]) *Türck*: Z. d. Gesellsch. d. Ärzte in Wien. 1850; Sitzgsber. d. Akad. d. Wissensch. zu Wien, math.-physik. Kl. 288 (1851); 93 (1853). — [4]) Vgl. hierzu *J. N. Langley* u. *C. S. Sherrington*: J. of physiol. **5**. 49 (1884). — *Max Rothmann*: Neurol. Zbl. Nr. 11/12. 1. (1896). Hier finden sich weitere Literaturangaben. — [5]) Vgl. *V. Morawska-Oscherowitsch*: Zbl. f. Physiol. **24**. 393 (1910).

Sehnenreflexe gesteigert. Nach Ausschaltung der Pyramidenbahnen zeigen auch die zugehörigen Vorderhornzellen Veränderungen. Sie wirken sich in den zugehörigen Muskeln aus. Ferner beobachtet man an den der unterbrochenen Bahn zugeordneten großen Pyramidenzellen der Großhirnrinde Schwund[1]). Wir erkennen aus den ganzen Darlegungen die gleichen Beziehungen, wie wir sie von funktionellen Gesichtspunkten aus als für das motorische System charakteristisch oben geschildert haben.

[1]) Vgl. hierzu z. B. *Holmes* u. *Page May*: Brain. **1** (1909).

Vorlesung 3.

Zentren und Bahnen, die in Beziehung zur quergestreiften Muskulatur stehen

(Fortsetzung).

Die extrapyramidalen Systeme: Striatum, Pallidum, Corpus Luysi, Substantia nigra Soemmeringi, Kleinhirn und seine unmittelbaren Kerngebiete, Nucleus ruber und die Beziehungen dieser Kerngebiete untereinander, zum Thalamus, zur Großhirnrinde und zu den motorischen Vorderhornzellen.

Wir haben in den vorhergehenden Vorlesungen vor allem zweier Beziehungen zu jenen zerebralen und spinalen Muskelzentren gedacht, von denen aus ohne weitere Unterbrechung durch Einfügung von Ganglienzellen die zugehörige Muskulatur erreicht wird. Es waren dies einerseits zahlreiche sensible Bahnen, die, ohne auf höher gelegene Zentren einzuwirken, Erregungen auf jene motorischen Nervenzellen zu übertragen vermögen. Ferner gedachten wir der kortiko-bulbären und kortikospinalen Bahnen. Wir erkannten ihre besonders hohe Bedeutung für unseren Organismus. Wir haben bereits hervorgehoben, daß neben den erwähnten Verbindungen von Gehirnzentren und motorischen Rückenmarkszentren noch andere vorhanden sind. Sie sind ganz allgemein unter der Bezeichnung der extrapyramidalen Systeme zusammengefaßt worden. Mit ihnen wollen wir uns jetzt beschäftigen.

Wir knüpfen am besten an Befunde an, die wir bereits kennengelernt haben[1]). Wir erfuhren, daß der N. vestibularis, der Erregungen von Sinnesorganen des Labyrinthes nach bestimmten Zentren leitet, mannigfaltige Beziehungen zu verschiedenen Kerngebieten unterhält, über die er weitere Verbindungen mit wichtigen Zentren eingeht[2]). Es sei an die Beziehungen zum Kleinhirn und an diejenigen zum *Deiters*schen und *Bechterew*schen Kern erinnert und wiederholt, daß der erstere neben solchen zu den Labyrinthsinnesorganen noch solche zu den Augenmuskelkernen und zum Rückenmark besitzt. Von größter Bedeutung sind ferner Bahnen, die vom Kleinhirn ausgehend in diesem enthaltene Gebiete mit dem Thalamus und dem Nucleus ruber verknüpfen. Fügen wir noch hinzu, daß in den Thalamus zentripetale Bahnen einstrahlen und in ihm vielfach eine Unterbrechung finden, und bemerken wir weiterhin, daß es sich unter anderem um

[1]) Physiologie III, Vorlesung 23. — [2]) Vgl. hierzu auch *R. Lorente de Nó:* Skand. Arch. f. Physiol. **49**. 251 (1926).

Systeme handelt, die in Beziehung zur Regulation des Körpergleichgewichtes stehen, dann drängt sich uns ohne weiteres die Vorstellung auf, daß in Gebieten des Zentralnervensystems, die unterhalb der Großhirnrinde liegen, Organisationen vorhanden sein müssen, die in fein geregeltem Zusammenspiel Funktionen von grundlegender Bedeutung erfüllen. Es genügt in dieser Beziehung, auf all das zu verweisen, was wir seinerzeit über die von bestimmten Labyrinthsinnesorganen auslösbaren Reflexe, die in Beziehung zu der Lage der Augen und des Kopfes und zur Körperstellung stehen, gesagt haben[1]). Wir lernten namentlich bei der Betrachtung der Stellreflexe ein kompliziertes System von ineinandergreifenden und voneinander abhängigen Vorgängen kennen, bei denen die sensorischen und motorischen Großhirnrindenzentren nicht beteiligt sind. Vor allem sei noch jener Beobachtungen gedacht, die dartun, daß sich der Einfluß der in Frage kommenden Labyrinthsinnesorgane auf die Körpermuskulatur und auch derjenige der sog. Körperstellreflexe über den roten Kern der Haube unter Vermittlung der motorischen Vorderhornzellen geltend macht.

Wir vermögen bei aufmerksamer Betrachtung aller jener Vorgänge, die in irgendeiner Beziehung zur Augen-, Kopf- und Körperhaltung stehen, und die beim Stehen, Gehen, Springen u. s. w. beständig in Wirksamkeit sind, unter Berücksichtigung der im Laufe der Zeit bekannt gewordenen morphologischen Befunde über den Verlauf der einzelnen in Frage kommenden Bahnen in ziemlich weitgehender Weise jenes System zu kennzeichnen, das auf dem Wege von Reflexen die gesamte Muskulatur des Organismus — und insbesondere die quergestreifte — beständig in einem geregelten Zustand, angepaßt an die vorliegenden Anforderungen und Bedingungen, hält. Immerhin bleiben dabei noch viele Fragen offen. Das Tierexperiment vermag uns bei der Aufklärung der Bedeutung der extrapyramidalen Bahnen für unseren Organismus keine vollwertige Hilfe zu leisten, ja von ihm aus enthüllen sich uns zahlreiche sehr wichtige Zentren und Bahnen, die bei uns von grundlegender Bedeutung für das Geschehen im Muskelsystem sind, überhaupt nicht. Es geht dies ohne weiteres aus dem Auftreten mannigfacher Störungen auf dem Gebiete des Nerven-Muskel-Systems, die beim Menschen zur Beobachtung kommen, und für die wir eine Aufklärung über ihr Wesen und ihre Zugehörigkeit zu bestimmten Systemen des Nervengebietes aus Erfahrungen an Tierversuchen vielfach nicht erhalten, hervor. Ihr genaues Studium und vor allem die anatomische Untersuchung der einzelnen „Typen" von Störungen haben zu Ergebnissen geführt, die mehr und mehr die überragende Bedeutung extrapyramidaler Organisationen und ihre Mannigfaltigkeit klargelegt haben. Wie so oft bei der Aufklärung von normalem Geschehen, haben wir auch hier den Fall vor uns, daß uns Störungen auf Funktionsabläufe aufmerksam machen, die sonst in ihren Wechselbeziehungen verhüllt bleiben würden.

Wir gehen bei der Betrachtung der extrapyramidalen Systeme am besten von ihren Zentren aus. Wir stoßen dabei auf Kerngebiete, die einerseits direkte oder indirekte Beziehungen zur Großhirnrinde unterhalten und andererseits Verbindungen zu motorischen Vorderhornzellen

[1]) Physiologie III, Vorlesung 11 und 24.

besitzen. Dazu kommen dann noch die so außerordentlich wichtigen Wechselbeziehungen zu sensiblen und sensorischen Anteilen des Nervensystems. Schließlich verbleibt dann noch die Frage zu beantworten, in welcher Beziehung das pyramidale und das extrapyramidale System zueinander stehen. Es ist von vornherein einleuchtend, daß sie nicht funktionell voneinander unabhängig sind, vielmehr ist zu erwarten, daß sie in irgendeiner Form in ihren Funktionen zusammengehen.

Es hat sich mehr und mehr herausgestellt, daß dem extrapyramidalen System die folgenden Hauptzentren zugehören[1]): Striatum, Pallidum, Corpus Luysi bzw. subthalamicum und Substantia nigra Soemmeringi. Das erstere Gebiet grauer Kerne umfaßt den Nucleus caudatus und das Außenglied des Linsenkernes, das Putamen. Beide Anteile des Striatums gehören entwicklungsgeschichtlich und ihrer ganzen Struktur nach unmittelbar zusammen[2]). Es finden sich neben zahlreichen kleinen vielgestaltigen Ganglienzellen vereinzelt große. Die letzteren weisen einen langen Neuriten auf, der nur wenige Kollateralen abgibt und sich im Pallidum aufsplittert. Nach *C.* und *O. Vogt* treten von außen her in das Striatum eintretende Nervenfasern zu den kleinen Ganglienzellen in Beziehung, die ihrerseits wiederum mit den großen Nervenzellen in Verbindung stehen. Ihr Neurit ist als strio-fugale Bahn aufzufassen. Sie stellt die Beziehung zwischen Striatum und Pallidum her.

Das Pallidum und das Corpus Luysi weisen nur eine Ganglienzellart auf. Das letztere stellt bei uns einen scharf abgegrenzten grauen Kern des Hypothalamus dar. Von ihm verlaufen Bahnen teils zum Linsenkern, teils zum dorsalen Teil der Substantia nigra und zum zentralen Teil des roten Haubenkernes. Beide Corpora Luysi sind untereinander mittels der Decussatio Foreli verknüpft. Sehr wahrscheinlich ist der *Luys*sche Körper mit dem Thalamus verbunden. Die Substantia nigra endlich ist durch den Besitz zahlreicher melaninhaltiger Nervenzellen ausgezeichnet. Sie beginnt kaudalwärts über der Brücke an jener Stelle, an der die Hirnschenkel anfangen auseinanderzuweichen. Sie stellt den diesen dorsal anliegenden Anteil der Haube dar. Oralwärts wird sie mediodorsal vom roten Kern und seiner Strahlung und laterodorsal von den kaudalen Resten des *Luys*schen Körpers begrenzt. Gegen die Corpora mammillaria verschmilzt sie mit der in jener Gegend befindlichen grauen Substanz. Die Substantia nigra Soemmeringi steht mit der Großhirnrinde in direkter Beziehung. Sie weist zwei deutlich unterscheidbare Zonen auf, nämlich eine Zona compacta und eine Zona reticulata. Die erstere weist bei uns in Gruppen zusammenliegende, große, stark pigmentierte Nervenzellen

[1]) Vgl. hierzu *A. Jakob*: Die extrapyramidalen Erkrankungen. Julius Springer, Berlin 1923. Hier findet sich eine eingehende Schilderung der extrapyramidalen Systeme. Wir stützen uns im wesentlichen auf sie. Das Werk enthält ausführliche Literaturangaben. — [2]) *C.* u. *O. Vogt*: Journ. f. Psychol. u. Neurol. **25**. Erg.-Heft 3, 627 (1920); **28**. 49 (1922). — *F. H. Lewy*: Die Lehre vom Tonus und der Bewegung. Julius Springer, Berlin 1923. — *Edinger*: Vergleichende Gehirnanatomie. Leipzig 1908. — *E. Spiegel*: Arbeiten aus dem *Obersteiner*schen Institut. **22** (1919). — *Wallenberg*: Zbl. f. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **30**. Heft 7 (1922). — *A. Kappers*: Psychiatr. en neurol. bladen. Nr. 5 (1922). — Vgl. auch *C. v. Monakow:* Schweiz. Arch. f. Neur. u. Psych. **16**. 225 (1925).

auf. In der Zona reticulata sind die Ganglienzellen spärlicher an Zahl. Es fehlt ihnen die Pigmenteinlagerung. Die Substantia nigra steht durch Faserzüge mit dem Pallidum, dem *Luys*schen Körper und, wie schon erwähnt, zur Großhirnrinde in Beziehung, und zwar erhält sie hauptsächlich von den Zentralwindungen, dem Operculum und hinteren Anteilen des Stirnhirnes Faserzüge. Weitere Verbindungen werden durch aufsteigende Schleifenfasern und solche der Hirnschenkelhaube geknüpft. Besonders hervorgehoben seien noch Verbindungen, die die Substantia nigra mit dem Thalamus und dem roten Kern verbinden. Wahrscheinlich vermitteln jene Bahnen, die zur Hirnrinde und zum Thalamus führen, sowohl Beziehungen von der Substantia nigra nach den genannten Stellen des Zentralnervensystems als auch umgekehrt von diesen zu ihr. Von ihr gehen efferente Bahnen zum vorderen Vierhügeldach und zum Schleifengebiete der Haube. Unbekannt ist zur Zeit die Endigung jener Faserzüge, die im Hirnschenkelfuß abwärts steigen. Es sei in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen, daß vom Vierhügeldach eine Bahn, genannt Tractus tecto-spinalis, Beziehungen zu motorischen Vorderhornzellen vermittelt[1]).

Eine besondere Bedeutung kommt, wie wiederholt dargelegt, dem Nucleus ruber zu. Er besteht aus einem kaudal gelegenen, durch den Besitz von Riesenzellen ausgezeichneten Anteil. Von ihm aus verläuft der Tractus rubro-spinalis (*Monakow*sches Bündel) zu den Muskelkernen des Rückenmarkes. Dieses Bündel kreuzt zum größten Teil die Mittellinie in der Höhe der hinteren Ebenen des roten Kerns. Die auf die andere Seite übertretenden Faserzüge bilden die Decussatio Foreli. Ein kleiner Teil des rubro-spinalen Bündels verläuft ungekreuzt. Der rote Kern weist weiterhin ein laterales Horn auf. Die in ihm enthaltenen Zellen geben Fasern ab, die in den Schleifenkern und in die Brücke übergehen. Ferner sind der Nucleus reticularis dorsalis und gelatinosus zu unterscheiden. Beide Kerne enthalten kleine Nervenzellen, um die sich die Faserungen der Kleinhirnbindearme aufsplittern. Es besteht ferner eine Verbindung der Rinde des Frontallappens und des Operculums und der medialen Thalamuskerne mit frontal gelegenen kleinen Zellen des roten Haubenkernes. Es steht zur Zeit nicht fest, in welcher Weise die „frontorubrale" Haubenbahn aufzufassen ist. Nach den einen Autoren verdient sie diese Bezeichnung, nach anderen dagegen nicht, vielmehr ist sie nach ihrer Anschauung als „rubrofrontale" Bahn zu benennen. Beschrieben ist noch eine Verbindung des roten Kernes zum Schläfenlappen. Von besonderer Bedeutung ist seine Beziehung zum Pallidum, und zwar handelt es sich um eine pallido-fugale Leitung.

---

[1]) Vgl. die Literatur zu den genannten Zentren, insbesondere die Arbeiten von *Bielschowsky, Déjérine, C.* u. *O. Vogt, A. Kappers, Ziehen, Mingazzini, Bechterew, Marburg, K. Goldstein* u. A., bei *A. Jakob*: Die extrapyramidalen Erkrankungen. l. c. S. 12 ff. — Vgl. insbesondere auch *Hugo Spatz*: Münchener med. Wochenschr. **68**. 1441 (1921); Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **77**. 275 (1923). — *A. Wallenberg:* Ebenda. **77**. 201 (1923). — *Ch. Foix* u. *J. Nicolesco*: Le noyaux gris centraux et la région mesencèphalo-sous-optique. Masson, Paris 1925; Anatomie cérébrale. Les noyaux gris centraux et la région mésencéphalo-sous-optique. Masson et Co. Paris 1926.

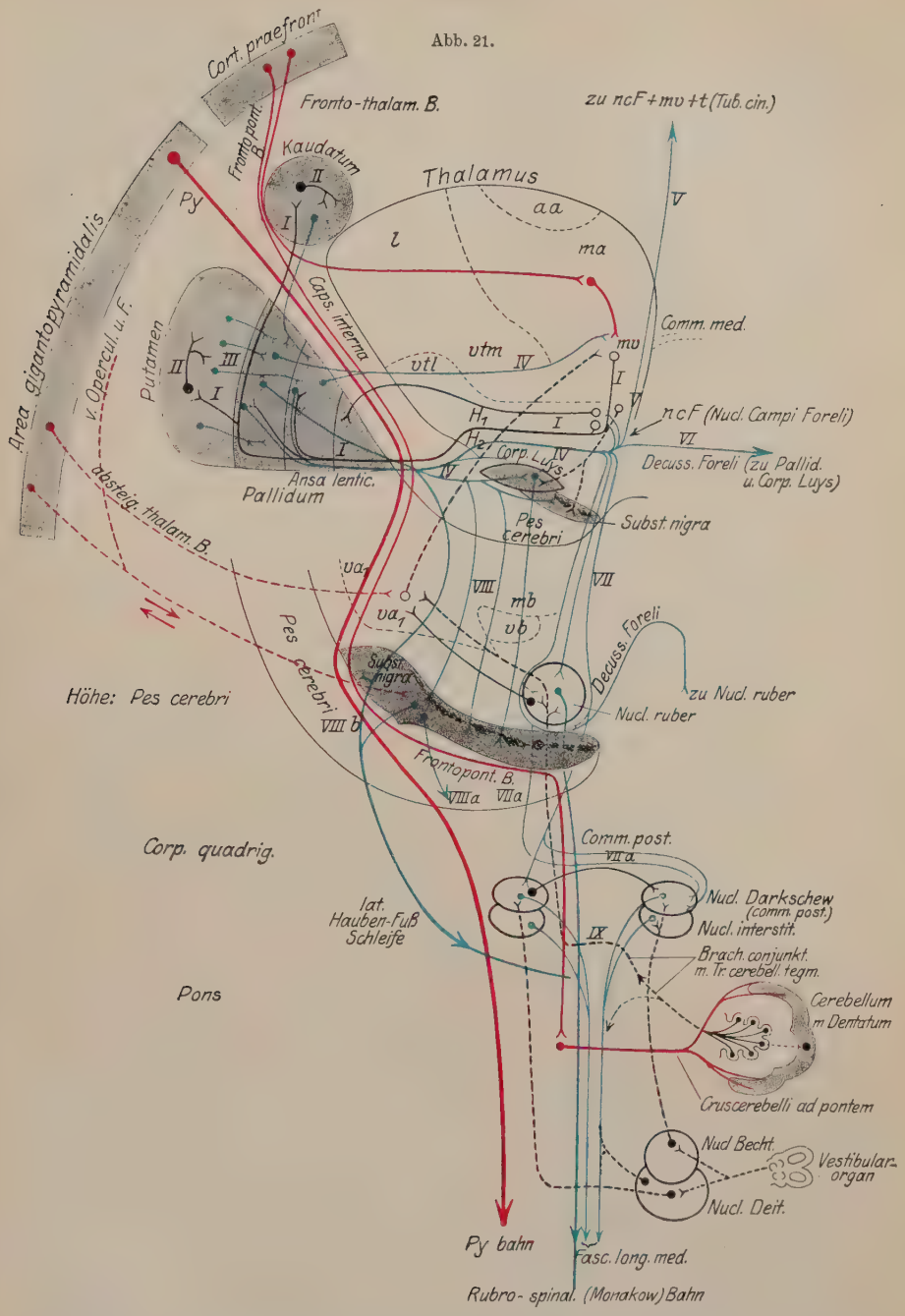
Zusammenfassend läßt sich zum Ausdruck bringen, daß das Gebiet des Nucleus ruber eine mächtige Umschaltestation darstellt. Es umfaßt einen besonders hoch entwickelten Teil des gesamten motorischen Haubenkernes. Dieser durchzieht das Mittelhirn und den Hirnstamm. Der rote Kern stellt die Hauptendigungs- und die Durchgangsstation der Dentatumbahn dar. Damit tritt er in innige Beziehungen zum zerebellaren Kerngebiet. Dieses wiederum ist mit dem Thalamus, dem Pallidum und Stirnhirn verknüpft, und so erhält der genannte Kern indirekt Verbindung zu wichtigen Stellen des Zentralnervensystems, die zum Teil Beziehungen zur Außenwelt vermittels angeschlossener Sinnesorgane unterhalten. In dieser Hinsicht ist sicherlich auch bedeutungsvoll, daß die sensible Schleife Nervenfasern an die kompliziert gebaute Kapsel des Nucleus ruber abgibt, wodurch wichtige Verbindungen mit sensiblen Zentralstellen gegeben sind.

Besonders hervorheben wollen wir noch die schon früher geschilderte Beziehung des Nucleus ruber zum N. vestibularis, und zwar stellt er das Zentrum für die Labyrinthstellreflexe dar. Es ist von größter Bedeutung, daß diese bei Kaninchen und Katzen (weitere Tierarten sind noch nicht geprüft) auch dann zustande kommen, wenn das Großhirn nebst dem Striatum, Pallidum, Thalamus opticus u. s. w. fehlt. Auch das Mittelhirndach mit den Corpora quadrigemina kann ausgeschaltet sein. Ferner ist auch das Kleinhirn für das Zustandekommen der genannten Reflexe nicht maßgebend[1]). Die Bahn, mittels der die in Frage kommenden Labyrinthsinnesorgane mit Zellen des roten Kernes in Beziehung treten, ist zur Zeit nicht genau bekannt[2]). Wir wissen ferner, daß für die Durchführung der Körperstellreflexe, für die der rote Kern auch das Reflexzentrum darstellt, ebenfalls weder an die Anwesenheit des Großhirns, noch diejenige der Corpora striata, der Thalami optici und der Corpora quadrigemina gebunden ist. Dagegen liegen Beobachtungen vor, welche die Möglichkeit offen lassen, daß bei den Körperstellreflexen das Zerebellum von Bedeutung ist, d. h. daß jene Erregungen, die von berührten Körperteilen ausgehen, ihren Einfluß auf den roten Kern über Kleinhirnzentren zur Geltung bringen[3]).

Bevor wir uns der Frage zuwenden, welche Bedeutung den geschilderten extrapyramidalen Systemen zukommt, wollen wir noch an Hand eines Schemas (vgl. Abb. 21)[4]) — einen Blick auf die zur Zeit bekannten Beziehungen der in Frage kommenden Anteile des Zentralnervensystems zueinander werfen[5]). Sollte auch die eine oder andere der

[1]) Vgl. hierzu Physiologie III, Vorlesung 23 und insbesondere *R. Magnus* u. *A. v. Kleyn*: *Pflügers* Archiv. **178**. 124 (1920). — *G. G. J. Rademaker*: Die Bedeutung der roten Kerne und des übrigen Mittelhirns für Muskeltonus, Körperstellung und Labyrinthreflexe (übersetzt von *E. le Blanc*). J. Springer, Berlin 1926. — [2]) Vgl. hierzu *J. J. Muskens*: Brain. **45**. 454 (1922). — *H. Held: Passows* Beitr. **19**. Heft 6 (1923). — [3]) *J. G. Dusser de Barenne* im Handbuch der Neurologie des Ohres (herausgegeben von *G. Alexander* u. *O. Marburg*). **1**. Urban & Schwarzenberg. Berlin und Wien 1923. — [4]) Entnommen: *A. Jakob:* Die extrapyamidalen Erkrankungen. J. Springer, Berlin 1923. — [5]) Vgl. zu der ganzen Darstellung *Cécile* u. *Oskar Vogt*: J. f. Psychol. und Neurol. **25**. Ergänzungsheft 3. 633 (1920). — *A. Jakob*: Die extrapyramidalen Erkrankungen. 38—42. J. Springer, Berlin 1923.

Abb. 21.

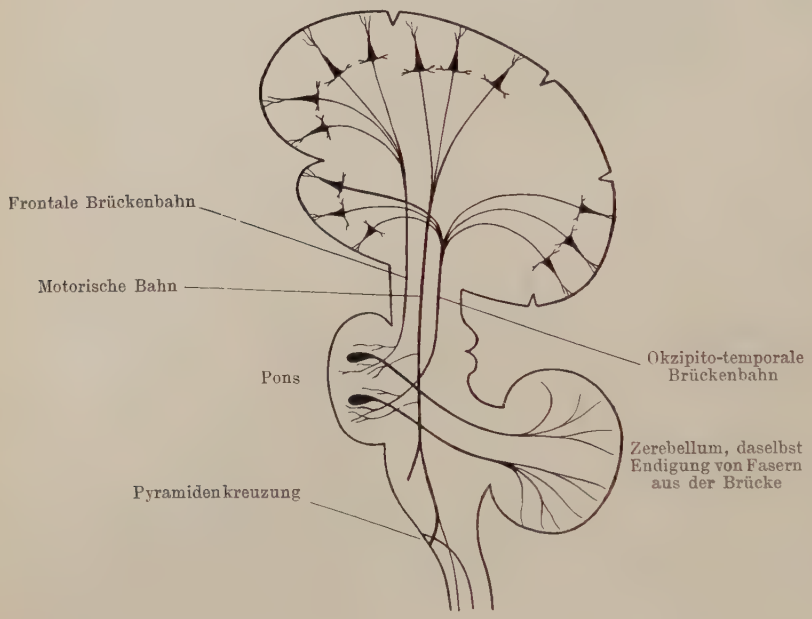


Schematische Darstellung der wichtigsten Verbindungsbahnen des extrapyramidalen Hauptsystems (in Anlehnung an *C.* und *O. Vogt*). Schwarz = die dem extrapyramidalen System, insbesondere dem Striopallidum, zufließenden Bahnen. Blau = die ableitenden Systeme. Rot, dick = Pyramidenbahn; Rot, dünn = die fronto-zerebellare Bahn und die frontale Thalamusbahn. Gestrichelt = die absteigende Thalamusbahn von der vorderen Zentralwindung und die kortikalen Verbindungen der Substantia nigra.

angegebenen Verbindungen, insbesondere, was ihre Funktion im Sinne der Erregungsleitung in der einen oder anderen Richtung anbetrifft, der Wirklichkeit nicht entsprechen, so dürfte doch im großen und ganzen die dargestellte Organisation der Wirklichkeit nahekommen.

Wir wollen zunächst jener motorischen Bahnen gedenken, die Großhirnrindenteile mit anderen Nervenzentren in Beziehung bringen. Eingehend besprochen haben wir bereits die Pyramidenbahn, Tractus cortico-spinalis. Ferner sind wir dem Tractus cortico-bulbaris begegnet. Er vermittelt die Beziehungen von Großhirnrindenanteilen zu motorischen Kernen von zerebralen

Abb. 22.



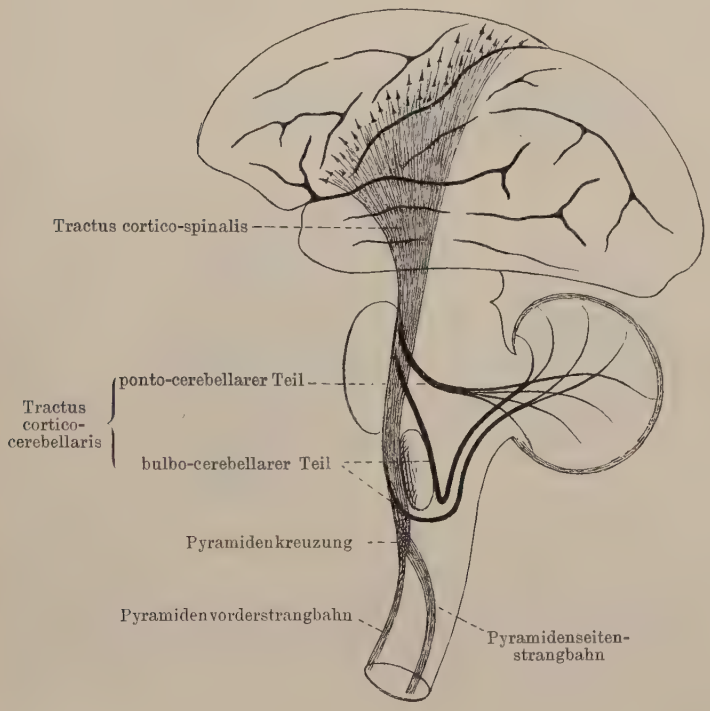
Nerven. Von der Rinde des Stirnhirnes, Cortex praefrontalis, verläuft die frontale Brückenbahn (fronto-pont. *B* in Abb. 21, S. 49) nach den in der Brücke befindlichen Brückenkernen. Sie zieht durch die innere Kapsel (im hinteren Teil des vorderen Schenkels) und bildet das innere Fünftel des Hirnschenkelfußes. Von den Brückenkernen aus zieht ein zweites Neuron zur Kleinhirnhemisphäre der anderen Seite. Dieser Faserzug bildet den Hauptanteil der Faserung des mittleren Kleinhirnstieles (Tractus ponto-cerebellaris). Erwähnt sei noch, daß Fasern, die von der Rinde des Okzipital- und Temporallappens entspringen, gleichfalls Beziehungen zu Kernen der Brücke unterhalten und damit solche zum Kleinhirn besitzen (vgl. hiezu Abb. 17, S. 23 und Abb. 22[1]).

[1]) Entnommen: *Emil Villiger*: Gehirn und Rückenmark. l. c. S. 147.

Das Stirnhirn steht weiter durch reiche Faserungen (fronto-thalam. *B* in Abb. 21, S. 49) mit dem Thalamus in Verbindung. Insbesondere gehen solche zu dessen Nucleus medialis anterior (*ma* in Abb. 21, S. 49). Von diesem Kern aus verlaufen Assoziationsbahnen zu anderen Thalamuskernen, so auch zum ventromedialen Kerngebiet (*mv* in Abb. 21, S. 49).

Neben der kortiko-bulbären und der kortiko-spinalen Bahn geht von der motorischen Großhirnrinde noch eine Faserung aus, die Beziehungen zum Kleinhirn vermittelt. Der Tractus cortico-cerebellaris

Abb. 23.



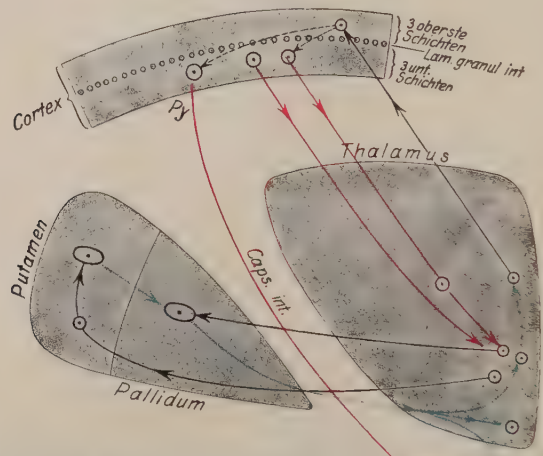
zerfällt in einen bulbo-cerebellaren und einen ponto-cerebellaren Anteil. Der letztere zweigt im Bereich der Brücke ab und gelangt durch die Brückenarme größtenteils ungekreuzt zu den Kleinhirnhemisphären. Ein Teil der Bahn tritt in Beziehung zum Wurmgebiet. Der bulbo-cerebellare Anteil des Tractus cortico-cerebellaris trennt sich im Bereiche der Medulla oblongata ab und verläuft lateral von der Olive bogenförmig aufsteigend durch das Corpus restiforme zur gleichseitigen Kleinhirnhälfte und insbesondere zum Gebiet des Wurmes (vgl. hierzu Abb. 23)[1]).

[1]) Entnommen: *Emil Villiger*: Gehirn und Rückenmark, l. c. S. 150.

Von großer Bedeutung sind ohne Zweifel auch jene Bahnen, die vor allem von der Area giganto-pyramidalis und dem Operculum ausgehend (rot gestrichelte Kortexverbindung in Abb. 21, S. 49), zur Substantia nigra Soemmeringi verlaufen.

Das Thalamusgebiet ist nun, wie schon S. 44 erwähnt, eine ganz besonders wichtige „Umschlagstelle" für Erregungen, die von Großhirnrindenanteilen zu ihm gelangen und für solche, die von anderen Teilen des Zentralnervensystems ihm zufließen. Es leitet diese mittels zahlreicher Nervenbahnen auf andere Zentren über. So vermittelt der Thalamus die Beziehung des Cortex cerebri zum Striatum und zum Pallidum (vgl. hierzu Abb. 24)[1]). Beide, Striatum und Pallidum,

Abb. 24.



Schematische Darstellung des thalamo-strio-pallidären Leitungsweges und der thalamischen Verbindung mit dem Kortex. Schwarz = die vom Thalamus dem Striatum und Pallidum und der Rinde (ihren drei obersten Schichten) zufließenden Erregungen. Die großen Pallidumzellen werden direkt angeregt und indirekt durch die großen Striatumzellen, die aus den gleichen Thalamusgebieten durch Vermittlung der kleinen Striatumzellen ihre Anregungen beziehen. Die großen Striatumzellen wirken (blau) auf die Pallidumzellen. Diese entsenden (blau) zahlreiche ableitende Faserzüge. Pallidäre Impulse (grün gestrichelt) werden vom Thalamus aus dem Kortex übermittelt (schwarz) und können so der Pyramidenbahn mitgeteilt werden und anderen von den drei untersten Rindenschichten abfließenden thalamischen Bahnen (rot). Die kortikale Anregung im Striopallidum erfolgt indirekt durch den Thalamus (rot).

besitzen keine direkte Verbindung zur Großhirnrinde. Sie erhalten Erregungen übermittelt, die insbesondere vom ventromedialen Kerngebiet (*mv* in Abb. 21, S. 49), dem Tuber cinereum und dem Nucleus campi Foreli (*nc* in Abb. 21), ausgehen. Der letztere Kern gehört dem Hypothalamus an. Von diesem Kerngebiete aus ziehen Faserzüge (*l*, schwarz, Abb. 21) in das Pallidum ein. Sie geben Kollateralen ab und enden im Putamen und im Caudatum. Die erwähnten strio- und pallidopetalen Bahnen bilden einen Hauptteil der sog. Linsenkernschlinge und der *Forel*schen Faserungen H_1 und H_2.

[1]) Entnommen: *A. Jakob*: Die extrapyramidalen Erkrankungen. J. Springer, Berlin 1923.

Die Erregungen zuführenden Bahnen treten, wie schon S. 46 hervorgehoben, mit den kleinen, kurzaxonigen und den weitverzweigten Nervenzellen in Beziehung. Beide Zellarten stehen vermittels Assoziationsbahnen (*II*, schwarz, Abb. 21, S. 49) mit den großen, langaxonigen Zellen des Striatums in Verbindung. Diese wiederum stellen die Beziehungen zu den großen Zellen des Pallidums her. Die langaxonigen Zellen des Striatums und die großen Pallidumzellen stellen den Ausgangspunkt für die strio- und pallidofugalen Bahnen dar (grün in Abb. 21, S. 49). Die striofugalen Fasern (*III*, grün, Abb. 21) endigen in den verschiedenen Anteilen des Pallidums. Von diesem aus verlaufen Faserzüge (*IV*, grün) zu dem Thalamuskern (*mv*, Abb. 21). Es liegt hier offenbar eine wechselseitige Beziehung zwischen Pallidum und Thalamus vor, d. h. es verlaufen Erregungen von und nach beiden Zentren. Weitere pallidofugale Bahnen ziehen in der Linsenkernschlinge und dem *Forel*schen Bündel H_2 in die Gegend des Nucleus campi Foreli. Es werden Beziehungen zur Kapsel und zum Körper des Corpus Luysi, zum Tuber cinereum (*V*, grün) geknüpft. Einige Faserzüge bilden die Decussatio Foreli und verlaufen zum Pallidum und zum *Luys*schen Körper der anderen Seite (*VI*, grün). Endlich ist noch die Beziehung zum roten Kern hervorzuheben (*VII*, grün, Abb. 21). Die Faserzüge des pallidären Systems, die in Beziehung zum Nucleus ruber treten, zeigen ein mannigfaltiges Verhalten. Einerseits enden Fasern in der Kapsel des roten Kerns. Andere umgreifen ihn und verlaufen in der Decussatio Foreli zum gegenüberliegenden roten Kern. Wieder andere Faserzüge durchsetzen den Nucleus ruber und ziehen zum Nucleus Darkschewitschi (Nucleus commissurae posterioris) (*VIIa*) und zum Nucleus interstitialis der gleichen und der anderen Seite.

Während der Nucleus ruber als efferente Bahn die rubro-spinale Bahn bildet (in Abb. 21, S. 49, grün, dick), die, wie schon mehrfach betont, Beziehungen zu den Muskelkerngebieten des Rückenmarks aufnimmt, lassen die zuletzt genannten Kerne des Nucleus Darkschewitschi und des Nucleus interstitialis das hintere Längsbündel (Fasc. long. med., grün in Abb. 21) hervorgehen. Die beiden Nuclei Darkschewitschi stehen miteinander durch Fasern, die die Commissura posterior kreuzen, in Verbindung (schwarz in Abb. 21). Ferner haben sie, wie übrigens auch die Nuclei interstitiales, Beziehungen zum *Bechterew*schen und *Deiters*schen Kern (schwarz gestrichelt in Abb. 21). Nun haben wir schon früher erfahren, daß die beiden genannten Kerne durch den N. vestibularis mit den Labyrinthsinnesorganen in Verbindung stehen (in Abb. 21 schwarz gestrichelt)[1]). Es sei bei dieser Gelegenheit auch der Beziehung der erwähnten Kerne zum Fasciculus longitudinalis medius gedacht.

Es verbleibt uns nun noch der Beziehungen der Substantia nigra Soemmeringi zu gedenken. Die Verbindung zum Kortex haben wir schon S. 52 beschrieben. Wahrscheinlich leitet sie Erregungen von der Hirnrinde nach der Substantia nigra und von dieser zur ersteren. Weiterhin steht das Pallidum und der *Luys*sche Körper in Beziehung zum genannten, durch stark pigmentierte Zellen ausgezeichneten Gebiet

[1]) Vgl. Physiologie III, Vorlesung 23.

(*VIII*, grün in Abb. 21, S. 49). Von der Substantia nigra zieht eine efferene Bahn (*VIIIa*) in den Hirnschenkelfuß. Eine weitere (*VIIIb*) tritt allem Anschein nach mit dem motorischen Rautenkern und dem hinteren Längsbündel in Beziehung. Endlich sei noch der Verbindung zur Schleife, zur Hirnschenkelhaube, zum roten Kern und vorderen Vierhügeldache gedacht. Besonders wichtig ist endlich die Verbindung mit den Thalamuskernen.

Wir erkennen aus der Schilderung der Beziehungen der einzelnen Kerngebiete ohne weiteres, daß einerseits Einflüsse von Großhirnanteilen auf sie vorhanden sind, und andererseits solche zur Geltung kommen, die subkortikal zustande kommen. Es können so Einwirkungen der Außenwelt, die durch Sinnesorgane vermittelt werden, von Zwischenstationen oder von Empfindungszentren aus auf jene Kerngebiete übertragen werden, wobei ohne Zweifel dem Thalamus eine ganz besondere Bedeutung zukommt. Außerdem bestehen auch Beziehungen jener Kerngebiete zur Großhirnrinde, d. h. es werden von jenen aus Erregungen zu dieser weitergeleitet. Es drängt sich uns bei der Betrachtung der erwähnten Systeme die Erinnerung an sympathische und parasympathische Systeme auf, die wir bis in die Großhirnrinde hinein verfolgen konnten. Vor allem denken wir an jene Zentren, die Stoffwechselvorgänge und die gesamte Wärmeregulation beherrschen und die nach unseren jetzigen Kenntnissen dem Zwischenhirn angehören[1]). Ferner erinnern wir uns des Umstandes, daß von der Hypophyse gebildete Inkretstoffe durch das Infundibulum dem Liquor cerebrospinalis des dritten Hirnventrikels zugeführt werden[2]). Es ist von großem Interesse, daß *R. Greving*[3]) Nervenbahnen nachweisen konnte, die vom Nucleus supraopticus durch das Tuber cinereum und den Hypophysenstiel zur Pars neuralis der Hypophyse ziehen (Tractus supraoptico-hypophyseus). Wir wissen zur Zeit noch nicht genau, an welchen Orten die Inkretstoffe der Hypophyse ihre Wirkung entfalten. Es liegt jedoch nahe, an Beziehungen zu sympathischen und parasympathischen Zentren und insbesondere zu Stoffwechselzentren zu denken. Gewiß sind diese letzteren nicht für sich abgegrenzt neben den übrigen in jener Gegend befindlichen sensiblen und motorischen Kerngebieten eingebaut, vielmehr sind sicherlich Beziehungen mannigfacher Art zu diesen vorhanden.

Hier sei eingefügt, daß es gelungen ist, nach Reizung des Hypothalamus im Halssympathikus Erregungsströme nachzuweisen — ein Beweis dafür, daß von jener Stelle aus Erregungen auf diesen übergegangen sind[4]). Ferner konnte gezeigt werden, daß Reizung von Hypothalamuszentren zu einer allgemeinen Blutdrucksteigerung führt, und zwar auch dann, wenn Hypophyse und Nebennieren entfernt sind[5]).

[1]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 21. — Vgl. ferner *R. Greving:* Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **99**. 231 (1925). — [2]) Vgl. Physiologie I, Vorlesung 12. — Vgl. auch *A. Leimdörfer:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **118**. 253 (1926). — [3]) *R. Greving:* Z. f. Anatomie u. Entwicklungsgesch. **77**. 249 (1925); Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **89**. 1.—3. Heft 1926. — *E. Stengel:* Arb. aus dem neurol. Inst. der Wiener Universität. **28**. 25 (1926). — [4]) *W. Einthoven* u. *N. Hoogerwerf: Pflügers* Archiv. **215**. 443 (1927). — *J. P. Karplus* u. *A. Kreidl:* Ebenda. **215**. 447 (1927). — [5]) *J. P. Karplus* u. *A. Kreidl: Pflügers* Archiv. **215**, 667 (1927).

Es kann uns nicht befriedigen, zu erfahren, daß durch Störungen im Gebiete des Zwischenhirnes bestimmte Veränderungen des Stoffwechsels auftreten, sei es nun, daß sie sich im besonderen im Kohlenhydratstoffwechsel oder im Fettstoffwechsel[1]) kundtun, oder sei es, daß sie am auffälligsten im Mineralstoffwechsel zutage treten. Wir möchten vielmehr gerne erfahren, wie der ganze Mechanismus der Überwachung der gesamten Zellvorgänge vom Nervensystem unter Mitwirkung von Inkretionsorganen geregelt wird. Wir denken dabei unwillkürlich auch an alle jene Vorgänge, die der Muskelzelle einen bestimmten Zustand in Gestalt der Tonusqualitäten verleihen. Vor allem aber erinnern wir uns des Umstandes, daß die Muskeltätigkeit der Energie bedarf. Vor unseren Augen erstehen die bedeutsamen Wechselbeziehungen zwischen den Kohlenhydrate in Form von Glykogen speichernden Geweben und insbesondere zwischen den Leberzellen und der Muskulatur[2]). Wir erinnern uns der Regulation des Zuckergehaltes des Blutes[3]) und der Bedeutung von Adrenalin[4]) und Insulin[5]) für den Kohlenhydratstoffwechsel. Ferner denken wir an den in so feiner Weise geregelten Abbau des Energiematerials in den Muskelzellen, der ein ganz bestimmt reguliertes Milieu zur Voraussetzung hat. Es muß fortlaufend für die Zufuhr von Energiematerial und für die Abfuhr von Stoffwechselprodukten gesorgt werden. Endlich erinnern wir uns der Umstellung der Blutzufuhr, sobald Muskeln in Tätigkeit übergehen[6]). Wir sehen zahlreiche Kapillaren, die bis dahin an der Durchblutung nicht mitwirkten, ihre Funktion erfüllen. Wir bemerken, wie an anderen Körperstellen Gefäßgebiete zum Ausgleich verengt werden. Endlich zeigt sich, daß bei größeren Muskelanstrengungen Herz- und Atemtätigkeit sich den vermehrten Ansprüchen des Organismus anpassen. Kurz und gut, wir erkennen, daß das Problem der Muskeltätigkeit keineswegs mit der Erteilung von Impulsen an Agonisten und Antagonisten erschöpft ist, vielmehr springen gleichzeitig oder kurze Zeit nach erteilter Muskelinnervation zahlreiche Mechanismen ein, die alle der einen Aufgabe dienen, die Bedingungen zur Durchführung der Muskeltätigkeit in fein angepaßter Weise aufrecht zu erhalten. Fortwährend werden Veränderungen von Gleichgewichten ausgeglichen. Eine Summe von Selbstregulationen tritt in Tätigkeit. Dabei sind in weitem Ausmaße Vorgänge beteiligt, die vom sympathischen und parasympathischen System aus reguliert werden. Ist es da nicht naheliegend, an innige Beziehungen zwischen den erwähnten Kerngebieten — Thalamus, Striatum, Pallidum, Substantia nigra u. s. w. — und den im Zwischenhirn eingelagerten Sympathikus- und Parasympathikuszentren zu denken? Gewiß haben die erwähnten Systeme neben anderen Funktionen die Bedeutung, die ganzen Stoffwechselvorgänge in die Wege zu leiten und zu regeln, die jede Muskeltätigkeit im Gefolge hat. Dabei dürften auch Vorgänge in der Großhirnrinde eingreifen, sei es durch Vermittlung des Thalamusgebietes, sei es durch

[1]) Vgl. hierzu auch *W. Raab:* Z. f. d. ges. exper. Medizin. **53**. 317 (1926). — Vgl. auch *Ernst Wertheimer: Pflügers* Archiv. **213**. 262, 287 (1926). — [2]) Vgl. Physiologie I, Vorlesung 7. — [3]) Vgl. Physiologie I, Vorlesung 7. — [4]) Vgl. Physiologie I, Vorlesung 14. — [5]) Vgl. Physiologie I, Vorlesung 15. — [6]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 14.

direkte Verbindungen. Sympathikus- und Parasympathikussystem und die übrigen Systeme des Zentralnervengewebes sind auf das engste mit einander verknüpft und stellen funktionelle Einheiten dar.

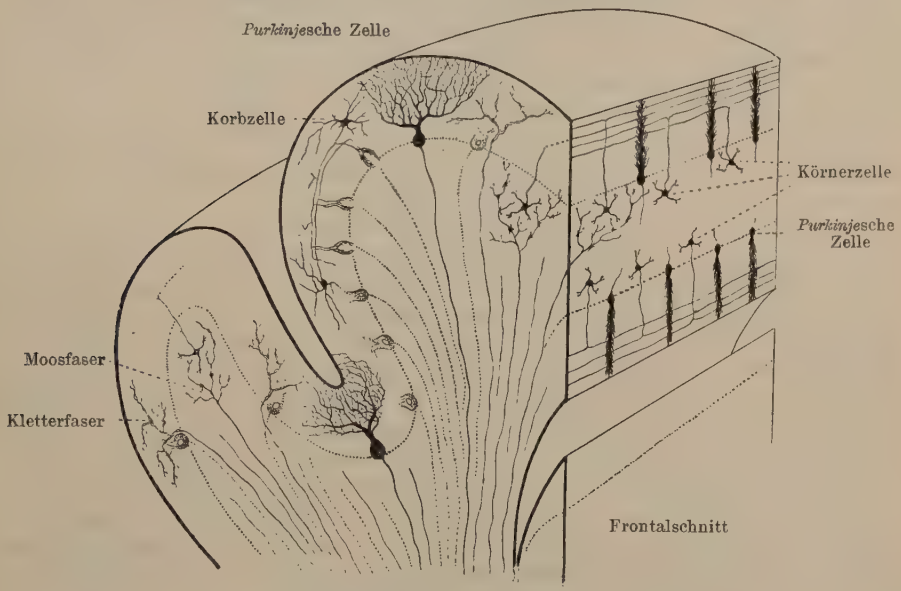
Wir haben jener Beobachtungen, die an Zwischenhirnzentren, die dem N. sympathicus angehören, gemacht worden sind, im wesentlichen deshalb an dieser Stelle gedacht, weil es unsere Aufgabe ist, überall nach Zusammenhängen zu suchen. Der einzelne Forscher nimmt sich vor, ein bestimmtes Gebiet des Zentralnervensystems in möglichst weitgehender Weise aufzuklären. Er fahndet an Hand verschiedener Methoden nach Beziehungen zwischen bestimmten Kerngebieten. Er zieht Fälle mit Störungen heran und sucht an Hand der zu deren Lebzeiten hervorgetretenen besonderen Erscheinungen und der von der Norm abweichenden Befunde der anatomischen Prüfung der in Frage kommenden Anteile des Zentralnervensystems sich ein Bild über die Ursache der besonders auffälligen Symptome der erkrankten Personen zu machen. Mehr und mehr schält sich dann aus einer großen Anzahl von Beobachtungen ein neues System von Kerngebieten mit ihren Verknüpfungen heraus. Ein anscheinend regelloses Bild von Symptomenkomplexen enthüllt sich uns als das Ergebnis einer bestimmten Systemerkrankung. Darüber wird dann oft versäumt, festzustellen, in welchen Beziehungen das umgrenzte System zu anderen steht. Gewiß wird sich dabei immer herausstellen, daß kein einziges System für sich existiert, vielmehr bestehen die mannigfaltigsten Beziehungen zu vielen anderen Systemkomplexen, sei es nun direkt oder indirekt.

Es hält oft schwer, die Bedeutung der einzelnen Systeme an Hand von Tierversuchen und von Beobachtungen an Menschen richtig abzugrenzen. Scheinbar gesicherte Befunde geraten durch neue Beobachtungen ins Schwanken. Einem solchen Falle stehen wir gegenüber, wenn wir uns an die Aufgabe machen, ein mächtiges Kerngebiet mit zahlreichen Verbindungen nach allen Richtungen in Beziehung zu den oben erwähnten Systemen zu bringen. Wir meinen das Kleinhirn, Cerebellum[1]). Von ihm aus finden sich unter anderen Beziehungen auch solche zum roten Kern. Wir wollen deshalb seine Bedeutung und sein Eingreifen in Funktionen des extrapyramidalen Systems an dieser Stelle besprechen. Das Kleinhirn weist eine außerordentlich kompliziert gebaute Rinde auf[2]). Auf eine äußerste Schicht — die Molekularlage — folgt die Schicht der *Purkinje*schen Zellen[3]). An diese grenzt

[1]) Vgl. hierzu: *Th. Ziehen*: Makroskopische und mikroskopische Anatomie des Gehirnes (10. Lief. des Handb. d. Anatomie des Menschen, herausgegeben von *Karl v. Bardeleben*). 444 ff. G. Fischer, Jena 1903. — *L. Bolk*: Das Zerebellum der Säugetiere. G. Fischer, Jena 1906. — *L. Edinger*: Anat. Anz. 319 (1909). — *B. Brower*: A. f. Psychiatrie **51**. H. 2 (1912/13); Neurol. Zbl. Nr. 21 (1919). — *C. u. O. Vogt*: J. f. Psychologie und Neurol. **25**. Erg.-Heft 1919. — *S. Ingvar*: Fol. neurobiol. **11**. 205 (1920). — *C. U. Ariens Kappers*: Vergleichende Anatomie des Nervensystems. Bohn, Haarlem 1920/21. — *Emil Villiger:* Gehirn und Rückenmark. 8.—10. Aufl. Wilh. Engelmann, Leipzig 1922. — [2]) Wir folgen im wesentlichen der Darstellung von *Emil Villiger*: Gehirn und Rückenmark. l. c. 173 ff. (1922). — [3]) Vgl. hierzu *Ph. Stöhr:* Z. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. **69**. 181 (1923). — Vgl. über ihre Entwicklung: *Rud. Bergman*: Proceed. of Kgl. Akad. van wetensch. te Amsterdam. **29**. 276 (1926).

nach innen die sog. Körnerlage. Die erwähnten Zellen besitzen reich verzweigte protoplasmatische Ausläufer. Sie ragen in die Molekularlage hinein. Der Neurit nimmt seinen Weg durch die Körnerlage. In der äußersten Schicht finden sich kleine Rindenzellen und Korbzellen. Der Nervenfortsatz der letzteren verläuft parallel zur Oberfläche in Sagittalebenen und gibt dabei zahlreiche Kollateralen ab. Diese umflechten die Zellkörper der *Purkinje*schen Zellen korbartig (vgl. Abb. 25)[1]). Die in der Körnerlage befindlichen Nervenzellen senden ihren Nervenfortsatz nach der Molekularlage. Dort teilt er sich in

Abb. 25.



Kleinhirnrinde. Schematische Darstellung.

zwei Äste, die in Frontalebenen parallel zur Oberfläche in der Richtung der Kleinhirnwindungen verlaufen. Dabei werden Kollateralen abgegeben, die in Beziehung zu den *Purkinje*schen Zellen treten. Daneben finden sich in der Molekularlage noch andere Nervenzellen, deren Dendriten zum Teil in die Molekularlage hineinreichen. Ihr Nervenfortsatz zeichnet sich durch eine besonders reiche und feine Verästelung aus.

Wir erkennen aus der gegebenen Schilderung, daß von der Rinde des Kleinhirns keine Bahnen ausgesandt werden, die direkte Beziehungen zu Kerngebieten des Zentralnervensystems vermitteln, viel-

[1]) Entnommen: *Emil Villiger*: Gehirn und Rückenmark. l. c. S. 174.

mehr werden alle solchen über die *Purkinje*schen Zellen geknüpft. Aus der weißen Substanz des Kleinhirns steigen Nervenfasern auf, die Beziehungen zu jenen Zellen haben. Sie sind Kletterfasern genannt worden und gelangen in die Molekularlage. Andere, Moosfasern genannte Bahnen, enden in der Körnerschicht. Die Kletterfasern entstammen offenbar Kerngebieten der Brücke, während die Moosfasern dem olivaren System angehören[1]). Von großer Bedeutung sind weiterhin Assoziationssysteme, die in Gestalt bogenförmiger Faserzüge, Fibrae arciformes, die einzelnen Rindenregionen miteinander verknüpfen.

Von den Bahnen, die zum Kleinhirn Beziehungen besitzen, haben wir bereits mehrere kennengelernt[2]). Die sie zusammensetzenden Fasermassen bilden Stränge, die Stiele des Kleinhirns (Crura [Brachia] cerebelli) genannt worden sind. Sie setzen das Cerebellum mit der Brücke, dem Zwischenhirn und der Medulla oblongata in Beziehung. Man unterscheidet dementsprechend Crura (Brachia) pontis ad cerebellum, Crura cerebelli ad cerebrum bzw. ad corpora quadrigemina bzw. Brachia conjunctiva cerebelli und Crura cerebelli ad medullam oblongatam s. Corpora restiformia.

Im mittleren Kleinhirnteil, dem Brachium pontis ad cerebellum, verlaufen Bahnen, die von den Brückenkernen ausgehen. Sie treten zur Kleinhirnhemisphäre in Beziehung, und zwar in größerem Umfange zur entgegengesetzten und zum kleineren Teil zur gleichseitigen. Da nun, wie wir bereits erfahren haben, jene Kerne in Beziehung zur Großhirnrinde stehen (Tractus corticis ad pontem), so können auf dem genannten Wege von jener ausgehende Erregungen dem Kleinhirn übermittelt werden (vgl. S. 50). Von besonderem Interesse ist, daß die Pyramidenbahn Kollateralen zu den Brückenkernen entsendet. Auch hierdurch sind indirekt Beziehungen zwischen Großhirnrinde und dem Kleinhirn geknüpft. Es bestehen noch weitere Möglichkeiten der Vermittlung von in der ersteren stattfindenden Erregungsvorgängen zum letzteren. Es sei an den S. 51 geschilderten Tractus cortico-cerebellaris erinnert. Ferner kommen noch Faserzüge in Betracht, die über den Thalamus und die Oliva inferior[3]) (Tractus thalamo-olivaris und Tractus olivo-cerebellaris) Großhirn und Kleinhirn in Verbindung bringen und darüber hinaus auch noch von anderen Stellen aus jenen Gebieten

---

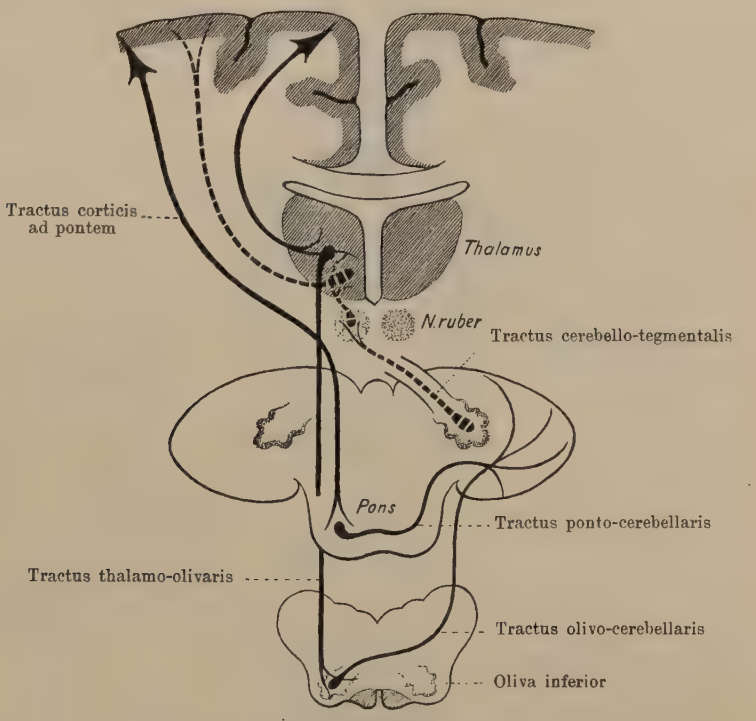
[1]) *B. Brouwer* u. *L. Coenen*: Psychiatr. en neurol. bladen. 201 (1921). — *A. Tschernyscheff*: Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkr. **76**. H. 3 (1926). — [2]) Vgl. hierzu die umfassende Darstellung von *G. van Rynberk:* Arch. néerl. de physiol. **10**. 183 (1925). Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben. — Vgl. insbesondere bezüglich der Anatomie des Kleinhirnes: *C. J. Herrick:* Arch. neurol. and psych. **11**. 621 (1924); J. comp. neurol. **24**. 1 (1924). — *C. W. Ranson:* Anatomy of the nervous system. Philadelphia 1921. — *T. Tilney* and *H. A. Riley:* The form and functions of the central nervous system. New York 1923. — *T. Tilney:* Arch. neurol. and psychol. **9**. 137 (1923). — Vgl. auch *Frederick R. Miller:* Physiol. Reviews. **6**. 124 (1926). — Vgl. ferner *M. Saito:* Arbeiten aus dem Neurologischen Institut der Wiener Universität. **23**. 74 (1922). — [3]) Vgl. über weitere Beziehungen der Oliva inferior: *B. Brouwer*: Psychiatr. en neurol-bladen. Nr. 1/2 (1915). — *B. Brouwer* u. *L. Coenen*: Journal f. Psychol. u. Neurol. **25**. 52 (1919).

zufließende Erregungen an letzteres weitergeben können[1]) (vgl. hierzu Abb. 26[2]).

Es ziehen nun auch Bahnen vom Kleinhirn zur Brücke, und zwar treten sie mit den kontralateralen Nuclei reticulares tegmenti pontis in Beziehung. Jene Faserzüge bilden den Tractus cerebello-tegmentalis pontis.

Betrachten wir nunmehr die Beziehungen, die durch die oberen Kleinhirnstiele, die Brachia conjunctiva (Bindearme),

Abb. 26.



Beziehungen des Großhirns zum Kleinhirn und umgekehrt.

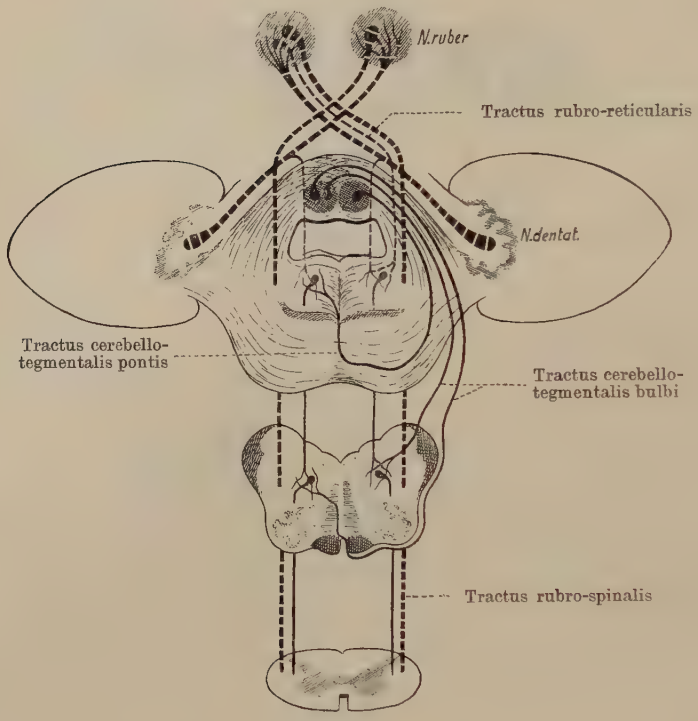
geknüpft werden. Die in ihnen verlaufenden Bahnen nehmen ihren Ursprung teils aus dem Nucleus dentatus, teils aus dem Nucleus fastigii bzw. Nucleus tecti des Kleinhirns. Die von diesen Stellen ausgehenden Faserzüge verlaufen frontalwärts und kreuzen sich unter den Vierhügeln ventral vom Aquädukt und dem zentralen Höhlengrau, um dann in der Hauptsache mit dem roten Kern in Beziehung zu treten.

[1]) Vgl. die mikroskop. Anatomie der ganzen in Frage kommenden Gegend bei *Th. Ziehen*: Mikroskop. Anatomie des Gehirns. 1. Teil 307. 2. Teil 339ff. Gustav Fischer, Jena 1913 bzw. 1920. — [2]) Entnommen: *Emil Villiger*: Gehirn und Rückenmark. l. c. S. 176.

Diese Faserzüge sind Tractus cerebello-tegmentalis mesencephali genannt worden. Andere Fasern ziehen als Tractus cerebello-thalamicus zum Thalamus. Dieser Bahn sind Nervenfasern angeschlossen, die vom roten Kern zum Thalamus ziehen (Tractus rubro-thalamicus). Vgl. hierzu Abb. 27[1]).

Es sei gleich hier angefügt, daß die genannte Beziehung von Kleinhirnkerngebieten, die unter Vermittlung der *Purkinje*schen Zellen von

Abb. 27.



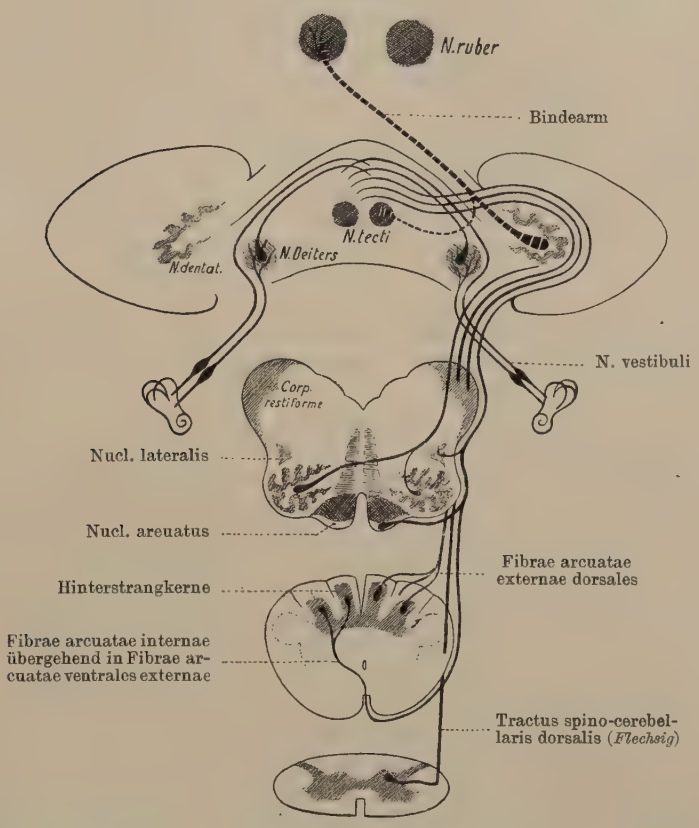
Tractus cerebello-tegmentalis mesencephali = Bindearm (Nucleus dentatus cerebelli → Nucleus ruber). Tractus cerebello-tegmentalis pontis et bulbi. Tractus rubro-reticularis und rubro-spinalis und in die Formatio reticularis verlaufende Fasern.

der Kleinhirnrinde ausgehende Erregungen empfangen, zum roten Kerngebiet in mehr als einer Hinsicht bedeutungsvoll ist. Einmal kommt es zur Beeinflussung von Muskelkerngebieten des Rückenmarkes, und zwar unter Benutzung des Tractus rubro-spinalis. Es werden der gleichseitigen Rückenmarkshälfte Erregungen zugetragen. Es findet in gewissem Sinne in der Decussatio Foreli für die betreffende Bahn eine Rückkreuzung statt. Sie selbst kreuzt sich, wie oben erwähnt, in der

[1]) Entnommen: *Emil Villiger*: Gehirn und Rückenmark. l. c. S. 177.

Vierhügelgegend und tritt mit dem kontralateralen Nucleus ruber in Beziehung. Die von diesem ausgehende Rückenmarksbahn kreuzt sich ebenfalls. Weiterhin besteht die Möglichkeit einer Erregungsleitung zum Thalamus — sei es direkt oder indirekt, z. B. über den roten Kern. Von den Thalamuskernen aus bestehen Verbindungen zum Frontal-, Zentral- und Temporalrindengebiet.

Abb. 28.



Bildung des Corpus restiforme.

Auf weitere cerebellofugale, vor allem aber cerebellopetale Bahnen stoßen wir im unteren Kleinhirnstiel, dem Corpus restiforme. Wir sind einzelnen von ihnen bereits begegnet. Es sei an die Beziehung des N. vestibularis zum Kleinhirn erinnert[1]) Ferner sei des Tractus spino-cerebellaris dorsalis (*Foville-Flechsig*) und des Tractus spino-cerebellaris ventralis (*Gower*)[2]) gedacht. Mächtige Faserbündel ziehen

[1]) Physiologie III, Vorlesung 23. — [2]) Physiologie III, Vorlesung 22.

von der Hauptolive (Oliva inferior) durch die Raphe des Kopfmarkes zum kontralateralen Corpus restiforme und weiter zur Rinde des Kleinhirns. Vgl. Abb. 28[1]), S. 61. Es sind weiterhin Beziehungen von Hinterstrangfasern und der Hinterstrangkerne zum Kleinhirn beschrieben[2]).

Schließlich sei noch an die Beziehungen des Nervus-vestibularis-Gebietes zum *Deiters*schen Kern und dessen Beziehung zum Kleinhirn — und zwar gelangen Fasern von ihm zu diesem, und umgekehrt entsendet das Wurmgebiet solche zum genannten Kern — und vor allem zum hinteren Längsbündel, Fasciculus longitudinalis medius erinnert. Ferner bestehen Verbindungen zum Rückenmark, Tractus vestibulo-spinalis. Wir haben die Bedeutung und Zusammensetzung des hinteren Längsbündels schon kennengelernt und vor allem seine Beziehungen zu Augenmuskelkernen geschildert (vgl. Physiologie III, Seite 276, Abb. 131). Von weiteren Verbindungen, die von Kleinhirnanteilen ausgehende Erregungen weiterleiten, sei noch der Tractus cerebello-bulbaris (fastigiobulbaris), auch als Hakenbündel des Bindearmes, Tractus uncinatus, bezeichnet, genannt. Diese Bahn geht vom Nucleus tecti der gleichen und der gekreuzten Seite aus. Wahrscheinlich bestehen auch Beziehungen zum Nucleus dentatus. Der Tractus cerebello-bulbaris endigt zum Teil im *Deiters*schen Kern und zum Teil in Kerngruppen der Medulla oblongata. Während des Verlaufes werden Kollateralen an motorische Hirnnervenkerne abgegeben.

Mit den dargelegten Beziehungen der Großhirnrinde zu tiefer gelegenen Anteilen des Zentralnervensystems und insbesondere zu Kerngebieten, die ihrerseits in Verbindung mit Ausgangsstellen von efferenten, d. h. motorischen Bahnen stehen, die nicht dem Gebiete der kortikospinalen Bahnen angehören, haben wir sicherlich bei weitem noch nicht aller jener Einrichtungen gedacht, die der Regulation der Bewegungsvorgänge unter dem Einfluß quergestreifter Muskulatur dienen. Überall begegnen wir Faserzügen und Kernanteilen, die in irgendeiner Weise in den Dienst motorischer Funktionen gestellt sind. Es sei in dieser Beziehung z. B. der noch nicht aufgeklärten, jedoch sicherlich vorhandenen Bedeutung der Hauptolive für Bewegungsvorgänge gedacht[3]). Wir müssen uns bei all diesen Fragen immer klar vor Augen halten, daß jeder einzelne Bewegungsvorgang sich aus zahlreichen Einzelvorgängen zusammensetzt. Vor allem müssen wir stets dessen eingedenk bleiben, daß während eines solchen fortgesetzt ihn regulierende Prozesse eingreifen. Wir haben immer wieder die Aufmerksamkeit auf die Bedeutung propriozeptiver Reize gelenkt und betont, daß während der Kontraktion eines Muskelgebietes unausgesetzt Erregungen zentralwärts laufen, die bestimmenden Einfluß auf zahlreiche feinste Einstellungsvorgänge besitzen. Es verlaufen solche, in den Muskeln, den Sehnen, den Faszien und

[1]) Entnommen: *Emil Villiger*: Gehirn und Rückenmark. l. c. S. 206. — [2]) Vgl. *Edinger*: Neurol. Zbl. **4**. 73 (1885). — *Th. Ziehen*: Anatomie des Zentralnervensystems. 2. Abt. 1. Teil. 332. G. Fischer, Jena 1913. — [3]) Vgl. hierzu *Th. Ziehen*: Anatomie des Zentralnervensystems. 2. Abt. Mikroskop. Anatomie des Gehirns. 1. Teil, 316. G. Fischer, Jena 1913. — *J. Yoshida*: Folia anatom. Japonica. **3**. 111 (1925).

auch in der Haut ausgelöste Erregungen teils im Rückenmark zu Vorderhornzellen, teils erreichen sie höher gelegene motorische Kerngebiete, teils erfolgt die Umsetzung des in sensiblen Bahnen ablaufenden Erregungsvorganges auf motorische Bahnen in der Großhirnrinde. Überdenken wir alle diese funktionellen Besonderheiten in ihrer kaum übersehbaren Fülle von Einzeleinstellungen, dann wird uns verständlich, weshalb es so außerordentlich schwierig ist, die von uns geschilderten extrapyramidalen Systeme in das Gesamtsystem aller jener Einrichtungen einzufügen, die in irgendeinem Zusammenhang mit Bewegungsvorgängen stehen. Immer erhebt sich die Frage, in welcher Beziehung die einzelne Teileinrichtung zu auf sensiblen Bahnen zugetragenen Erregungen steht, und in welchem Zusammenhang sie sich mit efferenten Systemen befindet. Wir erinnern uns, daß es ohne genauere Analyse schon Schwierigkeiten bereitet, eine sensible von einer motorischen Lähmung zu unterscheiden. Wir bemerken, daß Muskeln deshalb in ihrer Tätigkeit versagen, weil der sensible Ast des diese leitenden Reflexbogens unterbrochen ist. Genau ebenso können Störungen zentraler Natur dadurch bedingt sein, daß zwar z. B. die efferenten Systeme in Ordnung sind, jedoch die Reizzuleitung von sensiblen Systemen aus versagt.

Würden wir imstande sein, die von uns angeführten Systeme auf Grund von Tierversuchen — Reizversuche und Studium der Folgen nach Ausschaltung bestimmter Anteile des extrapyramidalen Gesamtsystems — und von Beobachtungen an Menschen nach Zerstörung bestimmter, gut umgrenzbarer Gebiete gut zu charakterisieren, dann würden wir ohne weiteres die Schilderung der einzelnen Bahnen und Kerngebiete mit einer solchen ihrer Funktion verknüpft haben. Leider befinden wir uns trotz sehr großer Fortschritte in der Erkenntnis der Bedeutung der extrapyramidalen Systeme noch in mancher Beziehung auf unsicherem Boden. Ohne Zweifel spielt dabei der Umstand eine Rolle, daß Ergebnisse von Tierversuchen vielfach verallgemeinert und ohne weiteres auch für das Geschehen in unserem Organismus als maßgebend betrachtet werden, obwohl wir immer wieder in eindringlichster Weise durch vergleichende Untersuchungen in der Tierreihe und durch Beobachtungen am Menschen während seiner Entwicklung belehrt werden, daß es nicht angängig ist, jedes „höhere“ Tier in den Funktionen des Zentralnervensystems dem Menschen gleichzusetzen. Schon der aufrechte Gang bedingt besondere Maßnahmen. Es sei an die Beobachtungen erinnert, wonach beim Kind in den ersten Lebensjahren Reflexmechanismen beim Aufrichten zu beobachten sind, die im Laufe der Entwicklung verschwinden, um dann wiederzukehren, wenn bestimmte Systeme des Zentralnervensystems Störungen aufweisen[1]). Wir sehen auf der einen Seite, wie der Mensch in seinem Werden auf funktionellen Systemen aufbaut, die in der Tierreihe weithin verankert sind. Er löst diese durch andere Assoziationen ab. Gehen diese Neuerwerbungen aus irgendeinem Grunde verloren, dann machen sich jene phylogenetisch älteren Einrichtungen wieder geltend. Es ist sehr interessant, daß es vielfach insbesondere die Neuerwerbungen in der Organisation des Zentralnervensystems sind, die bei Schädi-

[1]) Vgl. Physiologie III, Vorlesung 24.

gungen zuerst betroffen werden, und deren Funktionsausfall den Organismus dann auf eine mehr oder weniger tiefe Entwicklungsstufe zurücksinken läßt.

Der Versuch, die Funktionen der obengenannten Systeme von Erfahrungen am Menschen aus, bei denen in jenen Gebieten Störungen eingetreten sind, zu beurteilen, stößt deshalb auf große Schwierigkeiten, weil streng lokalisierte Schädigungen aus leicht begreiflichen Gründen sehr selten anzutreffen sind. Es handelt sich zumeist um größere Herde, die mehrere Kerngebiete und Bahnstrecken betreffen. Dazu kommt die Schwierigkeit der Abgrenzung des einzelnen Krankheitsbildes, d. h. die Trennung von primären und sekundären Störungen. Vor allem bereitet der Umstand große Schwierigkeiten, daß manche Ausfallserscheinungen im Laufe der Zeit zurückgehen. Sind nun neue Beziehungen aufgenommen worden, d. h. ist ein Ersatz eingetreten? Oder handelt es sich um Gebiete, die aus irgendeinem Grunde ihren Dienst versagten, ohne durch die aufgetretene Schädigung organisch gestört zu sein? Sind besonders wichtige Funktionen ganz allgemein mehrfach gesichert, und bedeutet der Ausfall eines bestimmten Systemanteils unter Umständen nur eine ausschließliche Inanspruchnahme eines anderen Kern- und Bahngebietes, von dem aus gleiche oder doch ähnliche Funktionen bereits vollzogen wurden? Oder liegen Verhältnisse vor, die denen ähnlich sind, denen wir beim sympathischen und parasympathischen Nervensystem begegnet sind? Wir lernten bei diesen kennen, daß nach Ausfall aller im Zentralnervensystem befindlichen Zentren nach einiger Zeit die peripher gelegenen Ganglienzellgebiete in weitem Ausmaße bedeutsame Funktionen übernehmen können. Es werden die zentralen Impulse vermißt. Es zeigen sich zunächst Ausfallserscheinungen. Nach und nach entwickeln sich jedoch die peripheren Zentren zu mehr oder weniger selbständigen Funktionsstellen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß auch auf anderen Gebieten des Zentralnervensystems Zentren, die unter normalen Verhältnissen unter der Führung anderer stehen, nach deren Ausfall selbständig werden und in mehr oder weniger vollkommener Weise gewisse Funktionen erfüllen. Alle diese Überlegungen machen es verständlich, weshalb in vieler Beziehung verschiedene Meinungen über die Bedeutung der Einzelteile des extrapyramidalen Gesamtsystems vorhanden sind. Verwendbar sind natürlich nur solche Fälle, die während des Lebens gut beobachtet sind, und deren Zentralnervensystem nach dem Tode gründlich untersucht werden konnte. In dieser Richtung haben uns die letzten Jahre eine ganze Fülle von wertvollsten Befunden gebracht.

Wir wollen uns zunächst jenen extrapyramidalen Systemen zuwenden, als deren Hauptzentren wir das Striatum, das Pallium, den *Luys*schen Körper und die Substantia nigra Soemmeringi kennengelernt haben. Wir können über die funktionelle Bedeutung dieser Systeme einerseits auf Grund morphologischer Befunde mancherlei Vermutungen äußern und anderseits an Hand von Erfahrungen an Tierversuchen die eine oder andere Funktion erschließen, jedoch lassen uns die Ergebnisse aller dieser Forschungen nicht ohne weiteres einen klaren Einblick in das Eingreifen der

genannten Systeme in das motorische Geschehen in unserem Organismus tun. Führend sind auf dem erwähnten Gebiete Beobachtungen und Befunde geworden, die an Menschen mit charakteristischen Störungen in ihrer Motilität gewonnen werden konnten. Es ist eine ganze Reihe von Erkrankungen bekannt, unter deren Symptomen motorische Erscheinungen ganz besonders auffallen, und bei denen sich Veränderungen in den genannten Kerngebieten finden. Es handelt sich im wesentlichen um folgende[1]) Erscheinungen. Es fallen die automatischen Mitbewegungen[2]) weg. Wenn wir gehen, dann führen unsere Arme ohne unser Zutun bestimmte Pendelbewegungen aus; ferner wird beim Faustschluß die Hand gestreckt. Es handelt sich dabei um eine Mitinnervierung bestimmter Muskelgruppen. Diese führt nicht immer zu einem äußerlich sichtbaren Bewegungsvorgang, vielmehr kann eine gleichstarke Spannungsvermehrung von Agonisten und Antagonisten zu einer Versteifung von Gelenken führen[3]). Die erwähnten, bestimmte Bewegungen begleitenden Mitbewegungen sind beim Ausfall des Pyramidensystems erhalten. Bei willkürlichen Initiativbewegungen zeigen sich beim in Frage stehenden Symptomenkomplex insofern Störungen, als der Bewegungsbeginn verlangsamt ist. Ferner wird die Bewegung als solche langsam durchgeführt. Die Bewegungsexkursion ist verringert. Bald tritt Ermüdung ein. Weiterhin fällt der Mangel an Reaktivbewegungen auf. Unter den letzteren ist der ganze Komplex jener Bewegungsvorgänge zu verstehen, die reflektorisch zur Abwehr erfolgen: Zurückprallen bei plötzlich auftauchender Gefahr (Wagen, Radfahrer u. s. w.), Fluchtreflex, Schreckreflex u. s. w. Es fehlen oder sind spärlicher und weniger ausgesprochen alle jene Bewegungsvorgänge, die eintreten, wenn die Aufmerksamkeit auf etwas hingelenkt wird. Besonders auffallend sind ferner die Ausdrucksbewegungen beeinträchtigt. Gesten sind sehr spärlich. Vor allem fällt auch die Störung im Ablauf der mit der Mimik verknüpften Bewegungsvorgänge auf. Es verharrt die Muskulatur

[1]) Vgl. hierzu *A. Jakob*: Die extrapyramidalen Erkrankungen. J. Springer, Berlin 1923. — *F. H. Lewy*: Die Lehre vom Tonus und der Bewegung. J. Springer. Berlin 1923. — *A. Bostroem:* Der amyostatische Symptomenkomplex. J. Springer. Berlin 1922. — *F. Lotmar:* Die Stammganglien und die extrapyramidal-motorischen Syndrome. J. Springer, Berlin 1926. In allen diesen Werken finden sich ausführliche Literaturverzeichnisse. Vgl. insbesondere auch *G. Anton*: Jahrb. f. Psychiatrie. **14.** 141 (1899). — *P. Schilder*: Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **7.** 218 (1911); **11.** 25, 47 (1912). — *Kleist*: Allg. Z. f. Psychiatrie u. gerichtl. Med. **64** (1907); Arch. f. Psych. u. Nervenkr. **50.** (1912); **59** (1919). — *Mingazzini*: Arch. f. Psych. u. Nervenkr. **55.** H. 2 (1914); Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **8** (1912); **63** (1921). — *B. Brouwer*: Deutsche Z. f. Nervenheilkunde. **55.** 305 (1916). — *O. Foerster*: Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **73** (1921). — *S. A. Kinnier Wilson*: Lancet. **209.** 1. 169 (1925). — *C. Vogt*: Z. f. Psychol. u. Neurol. **18.** Ergänzungsh. 4 (1911); **31.** 256 (1925). — [2]) Vgl. *O. Foerster:* Die Mitbewegungen bei Gesunden, Nerven- und Geisteskranken. G. Fischer, Jena 1903. — *H. Curschmann:* Deutsche Z. f. Nervenheilkunde. **31.** 1 (1906). — *L. Huismans:* Ebenda. **40.** 221 (1910). — *Dräseke:* Ebenda. **68.** 344 (1921). — [3]) *Wilh. Trendelenburg:* Arch. f. Psychiatrie. **74.** 303 (1925).

längere Zeit in dem einmal angenommenen Funktionszustand. Das Lachen verschwindet allmählich aus dem Gesicht, während es psychisch schon längst zum Ablauf gekommen ist! Auch bei den Bewegungen der Augen fallen Störungen auf. Wenn wir lesen, dann wandern unsere Augen den Zeilen entlang und kehren nach deren Aufhören sofort zum Beginn der nächsten Zeile zurück. Bei bestimmten Störungen im Gebiete des extrapyramidalen Systems verharren die Augen zunächst in jener Stellung, die sie beim Erreichen des Endes der Zeile eingenommen haben, um erst nach einiger Zeit zur Ausgangsstellung zurückzukehren. Wir erhalten den Eindruck ganz allgemein verschleppter Muskeltätigkeit und vor allem auch einer mangelhaften Zusammenarbeit von sensiblen und motorischen Systemen. Man hat diesen ganzen Symptomenkomplex Akinesen genannt. Er enthüllt uns durch Rückschlüsse in besonders eindringlicher Weise normales Geschehen. Wir erfahren aus den Störungen, daß normalerweise unausgesetzt in rascher zeitlicher Folge ein Vorgang den anderen bedingt. Wir stoßen wiederum auf das so oft von uns erörterte Problem der Sensomotilität. Eine Unzahl von Reflexvorgängen, an denen das extrapyramidale System beteiligt ist, spielt bei zahlreichen Bewegungsvorgängen eine hervorragende Rolle. Das Studium von Fällen, bei denen ihr Eingreifen gestört ist, ergibt ihre Bedeutung bei normalem Geschehen.

Es sind weiterhin Veränderungen des Muskeltonus beobachtet. Einerseits ist Herabsetzung und andererseits Steigerung festgestellt. Die Muskulatur zeigt bei bestimmten Formen von Störungen im Gebiete des extrapyramidalen Systems einen vermehrten passiven Dehnungswiderstand. Ferner fällt die besonders große Härte der Muskulatur auf. Der erwähnte Dehnungswiderstand bleibt aus, wenn die hinteren Wurzeln außer Funktion gesetzt sind. Es handelt sich somit bei seinem Zustandekommen um Reflexvorgänge, die offenbar von der in Frage kommenden Muskulatur selbst in Gestalt von propriozeptiven Reizen zur Auslösung kommen. Beim Auftreten des Dehnungswiderstandes sind während der Dauer des Ansteigens der Dehnung Erregungsströme nachweisbar[1]). Werden die Insertionsstellen von Muskeln einander genähert, dann beobachtet man eine Anpassung derselben an die erfolgte Annäherung der genannten Stellen durch aktive Anspannung. Sie verharren dann in dem angenommenen Spannungszustand. Man hat von einer Adaptations- und einer Fixationsspannung gesprochen. Während beider Vorgänge lassen sich Erregungsströme nachweisen, woraus zu schließen ist, daß es sich um Zustände handelt, bei denen aktive Innervationen eingreifen. Sehr wahrscheinlich spielen die eben erwähnten Besonderheiten im Verhalten der Muskulatur bei Störungen im Gebiete des extrapyramidalen Systems bei den oben erwähnten, verlangsamt beginnenden, verschleppt verlaufenden und ausklingenden Bewegungen eine wesentliche Rolle. Kurz streifen wollen wir noch den Befund von Koordinationsstörungen in Gestalt von Zitter- und Wackelerscheinungen. In einzelnen Fällen sind Hyperkinesen beobachtet worden. Bewegungsstörungen besonderer Art bietet das choreati-

[1]) Vgl. hierzu *Schaeffer*, zit. bei *A. Jakob*: l. c. S. 6.

sche und athetotische Syndrom. Es ist hier nicht der Ort, der mannigfaltigen Erscheinungsformen, angefangen von leichten bis schwersten Fällen dieser Art, zu gedenken. Wir wollen sie nur kurz berühren, um darzutun, welch komplizierter Mechanismus zur Durchführung von koordinierten Bewegungen notwendig ist, und wie mannigfaltige Vorgänge lückenlos ineinandergreifen müssen, um einen bestimmten Bewegungsvorgang zu vollbringen. Das choreatische Syndrom zeigt ausgesprochene Störungen des Tonus und solche in der Zusammenarbeit des Agonisten mit dem Antagonisten. Der sog. plastische Muskeltonus ist herabgesetzt, der Dehnungswiderstand verringert. Die Muskeln sind überdehnbar. Die Ausdrucks- und Reaktivbewegungen weisen eine Steigerung auf. Das gesamte motorische System zeigt einen Zustand erhöhter Erregbarkeit. Beim athetotischen Syndrom finden sich manche Anklänge an das choreatische. Der plastische Muskeltonus ist im Augenblick des Krampfintervalls herabgesetzt. Die Muskeln sind überdehnbar. Es besteht ferner Neigung zur Fixationsspannung. Es stellen sich intensive und extensive Ausdrucks- und Reaktivbewegungen ein. Während beim choreatischen Syndrom nur eine geringe Neigung zu tonischer Nachdauer dieser Bewegungen vorhanden ist, ist das bei der Athetose der Fall. Bei der letzteren kommt es zu Haltungsanomalien der Gliedmaßen und des Rumpfes. Während beim choreatischen Syndrom die Bewegungsvorgänge rasch ablaufen, haben wir beim athetotischen relativ langsame Bewegungen. Sie lösen sich in mannigfaltigem Wechsel ab und führen zu vielgestaltigen Kombinationen von Bewegungsformen. Der Antagonist befindet sich in einem gesteigerten Spannungszustand und stellt dadurch der Durchführung der Bewegungen Widerstand entgegen. Beim choreatischen und athetotischen Syndrom treten die Bewegungen auch bei Körperruhe auf.

Von Erkrankungen, die zu Bewegungsstörungen führen, und bei denen Veränderungen im extrapyramidalen System mit oder ohne Kombination mit solchen in anderen Gebieten des Zentralnervensystems angetroffen worden sind, seien genannt die Paralysis agitans, der Parkinsonismus, chronisch progressive Nachkrankheiten der Encephalitis epidemica[1]), die spastische Pseudosklerose und andere mehr (hypokinetisch-hypertonisches Syndrom), die Chorea in ihren verschiedenen Formen (choreatisches Syndrom), die *Little*sche Starre, die cerebrale Kinderlähmung (athetotisches Syndrom).

Von allergrößter Bedeutung ist, daß bestimmte Arten von Bewegungsstörungen sich mit gut abgrenzbaren Veränderungen im Zentralnervensystem in Zusammenhang bringen lassen. So wurden z. B. bei der Chorea des Erwachsenen auf die kleinen Ganglienzellen des Striatums beschränkte Degenerationen aufgefunden[2]). Auf Grund klinischer Erfahrungen werden mit Veränderungen im genannten Anteil

[1]) Vgl. hierzu *Nonne*: Deutsche Z. f. Nervenheilk. **64**. 185 (1919). — [2]) Vgl. hierzu die eingehende Darstellung bei *Cécile* u. *Oskar Vogt*: Zur Lehre der Erkrankungen des striären Systems. Ergänzungsh. 3. S. 631 d. 25. Bandes d. J. f. Psych. u. Neurol. 1920. Hier findet sich auf S. 844 eine ausführliche Literaturzusammenstellung.

des extrapyramidalen Systems die oben geschilderten Akinesen, wie verarmtes willkürliches Mienenspiel, verminderte Abwehrbewegungen u. s. w. in Zusammenhang gebracht. Ferner ist bei Störungen im Gebiete des Pallidums das athetotische Syndrom beobachtet worden. Ausgedehntere Veränderung in diesem Teil des extrapyramidalen Systems führt zu hochgradiger Erhöhung des plastischen Muskeltonus und zur Kontraktionsentwicklung. Von großem Interesse ist, daß weder bei Störungen im Gebiete des Striatums, noch in dem des Pallidums Erscheinungen beobachtet worden sind, die dafür sprechen, daß in diesen Anteilen des Zentralnervensystems sympathische und parasympathische Zentren eingebaut sind. Beobachtet sind ferner Folgen von akuten Verletzungen des Corpus Luysi. Es traten auf der Gegenseite des Herdes Bewegungsstörungen in Gestalt von unkoordinierten Massenbewegungen auf. Es zeigten sich Anfälle von Dreh- und Wälzbewegungen (genannt Hemiballismus). Treten in der Substantia nigra Soemmeringi Entartungen auf, dann entwickeln sich akinetisch-hypertonische Erscheinungen.

Wir führen die erwähnten Befunde von Zusammenhängen zwischen bestimmten Arten von Bewegungsstörungen und von Veränderungen in bestimmten Gebieten des Zentralnervensystems nur als Beispiele dafür an, in welcher Richtung sich die ganze Erforschung der Funktionen der oben erwähnten extrapyramidalen Systeme bewegt. Trotz zahlreicher, eingehend untersuchter Fälle sind wir von einem Abschluß der ganzen Forschungen noch weit entfernt. Es bleiben noch viele Fragen offen. Vor allem müssen weitere Beobachtungen im Sinne der Feststellung von Funktionen abgegrenzt werden, die innerhalb weniger Systeme, die eine Einheit darstellen, ablaufen. Um so klarer werden sich dann jene Anteile des extrapyramidalen Systems unserem Blicke enthüllen, die sich in ihren Auswirkungen in weitgehender Abhängigkeit von anderen Systemanteilen befinden. Es überrascht uns keineswegs, daß in der Literatur einerseits Fälle beschrieben sind, die Symptome des sog. Striatumsyndroms aufwiesen, und weiterhin solche mit ähnlichen Erscheinungen bekannt geworden sind, bei denen die wesentlichsten Veränderungen z. B. in der Substantia nigra aufgefunden wurden[1]). Einmal vermag der morphologische Befund uns nicht restlos alle in Frage kommenden Veränderungen aufzudecken. Es können Beziehungen gestört sein, über die das anatomische Präparat keine Auskunft gibt. Vor allem kann ein bestimmtes System Störungen aufweisen, die sich in einem anderen deshalb auswirken, weil Erregungen bestimmter Art, die unter normalen Verhältnissen von dem ersteren dem letzteren zugetragen werden, nicht mehr zur Übertragung gelangen. Es ist ferner ganz gut denkbar, daß das einzelne Individuum in feinsten Einzelheiten bestimmte Funktionen über verschiedene Bahnen und Zentren zur Durchführung bringt. Es sei in dieser Hinsicht z. B. daran erinnert, daß die eine Person beim Auswendiglernen sich in der Hauptsache der Hörbahn bedient, d. h. sie spricht sich das zu Lernende wiederholt vor. Andere Personen vermögen sich besser durch Lesen ein bestimmtes Wissen anzueignen. Auch sonst lassen sich aus dem

[1]) Vgl. u. a. *C. Tretiakoff*: Rev. neurol. **37**. 502 (1921).

praktischen Leben mancherlei Beispiele anführen, die zeigen, daß die Benützung verschiedener Bahnen und Zentren zum gleichen Ziele führen kann. Ebenso können die Beziehungen zwischen verschiedenen Anteilen des extrapyramidalen Systems in mancher Hinsicht verschieden geknüpft sein. Es läßt das verständlich erscheinen, weshalb bestimmte Herderkrankungen nicht unbedingt zu genau den gleichen Ausfallserscheinungen zu führen brauchen, und auf der anderen Seite an verschiedenen Stellen auftretende Störungen zu verwandten Symptomen führen.

Leider vermögen wir dem reichen Material, das die Pathologie des Menschen auf dem Gebiete von Bewegungsstörungen darbietet, und die in Zusammenhang mit Veränderungen im Striatum, Pallidum, Corpus Luysi und in der Substantia nigra gebracht werden können, keine entsprechenden Befunde an Tieren gegenüberstellen. Wir verfügen zur Zeit nur über einige wenige Beobachtungen. So ist beim Affen der Linsenkern zerstört worden[1]). Es zeigte sich als Folge eine auffallende Bewegungsarmut und auch eine Unlust, Bewegungen durchzuführen. Wurden solche vorgenommen, dann wurden sie zögernd und ungeschickt vollführt. Diese Beobachtungen erinnern an Erscheinungen, die wir oben insbesondere als Striatumsyndrome geschildert haben.

Weiterhin ist beobachtet worden[2]), daß bei Verletzungen der lateral vom roten Kern gelegenen Faserung der Haube dauernde choreatisch-athetotische Bewegungen auftraten. Auf Befunde, die den roten Kern und die von ihm ausgehende Bahn betreffen, kommen wir an Hand von Beobachtungen am Menschen noch zurück. Über seine Bedeutung bei Tieren haben wir schon berichtet[3]). Von größtem Interesse ist, daß ein Hund, dem außer dem Großhirn noch das Striatum mit Einschluß des Globus pallidus entfernt worden war, und bei dem bei der Sektion eine vollständige Degeneration der Ganglienzellen der Substantia nigra festgestellt werden konnte, jede Möglichkeit kombinatorischer Handlungen einbüßte[4]). Das drei Monate lang beobachtete Tier war ein von primitivsten Reflexvorgängen beherrschter Organismus. Es lag zumeist ruhig da und bewegte sich nur, wenn z. B. die Harnblase gefüllt oder Stuhldrang vorhanden war, oder ein Strohhalm es belästigte u. s. w. Auf solche Reize erhob sich der operierte Hund und lief mit gesenktem Kopf herum. Es wurde kein Hindernis vermieden. Allmählich kam die Bewegung zum Stillstand, um erst auf einen neuen Reiz hin wieder in Gang zu kommen. Während großhirnlose Hunde mit der Zeit in ihrem ganzen Verhalten Fortschritte zeigen und z. B. lernen, den Futternapf aufzusuchen, war dies bei den großhirn- und striatumlosen Hunden nicht der Fall. Sie mußten mittels einer Saugflasche gefüttert werden. Feste Nahrung wurde in die Mundhöhle eingeführt und so weit nach dem Rachen zu vorgeschoben, bis der Schluckreflex zur

---

[1]) *F. H. Lewy*: Die Lehre vom Tonus und der Bewegung. 525. J. Springer. Berlin 1923. — [2]) *C. J. v. Economo* u. *J. P. Karplus*: Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkr. **46**. 377 (1909). — [3]) Vgl. Physiologie III, Vorlesung 24. — [4]) *K. Dresel*: Klin. Woch. **3**. 2231 (1924); Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **94**. 781 (1925).

Auslösung kam. Auch der normale Wechsel von Wach- und Schlafzustand fehlte. Bei Schmerzreiz fehlte die Abwehr. Störungen des Tonus der Muskulatur waren nicht vorhanden. Unmittelbar nach der Operation vorhandene Störungen in Stoffwechselregulationen glichen sich bald wieder aus. Bemerkenswert ist, daß nach Exstirpation der einen Großhirnhemisphäre und Entfernung des Striatums nur einer Seite die Tiere eine bis zum Tode anhaltende Kreisbewegung nach der operierten Seite hin zeigten. Im übrigen verhielten sie sich, mit Ausnahme einer Beeinträchtigung des Sehvermögens (Verlust der Sehzentren auf einer Seite), ganz normal.

Vorlesung 4.

Zentren und Bahnen, die in Beziehung zur quergestreiften Muskulatur stehen

(Fortsetzung).

Die extrapyramidalen Systeme. Die Funktionen des Kleinhirns, des Nucleus ruber und der übrigen Anteile der genannten Systeme.

Viel eingehender als über Ausfallserscheinungen nach experimenteller Entfernung von Anteilen der in der vorhergehenden Vorlesung erwähnten extrapyramidalen Systeme sind wir über die Folgen von teilweisen und ganzen Ausschaltungen des Kleinhirns bei verschiedenen Tierarten unterrichtet. Seitdem *Luciani*[1]) und bald darauf *H. Munk*[2]) systematische Versuche zur Aufklärung der Bedeutung des genannten Anteiles des Zentralnervensystems unternommen haben, hat die Forschung auf diesem Gebiete nie geruht. Auch hier sind einerseits Ausschaltungsversuche mittels Exstirpationen und andererseits Reizversuche unternommen worden, um Beziehungen einzelner Kleinhirnanteile zu bestimmten Bewegungen und damit zu bestimmten Muskelgruppen ausfindig zu machen. Gegen die letztere Art von Versuchen sind vielfach Einwände erhoben worden, in denen zum Ausdruck kommt, daß es außerordentlich schwierig sei, zu entscheiden, ob ein bestimmter Bewegungsvorgang von der gerade gereizten Stelle aus ausgelöst wird, oder aber auf Erregung benachbarter Leitungsbahnen oder auch Korngebiet zurückzuführen ist. Es sei in diesem Zusammenhange daran erinnert (vgl. S. 59), daß im Kleinhirn auf relativ kleinem Raume zahlreiche Ganglienzellansammlungen vorhanden sind, und vor allen Dingen eine große Anzahl von Bahnen mehr oder weniger nahe vorbeizieht. Hervorgehoben sei zunächst, daß die Kleinhirnrinde, von der aus man vor allen Dingen mittels elektrischer und auch mechanischer Reize den Nachweis einer Lokalisation, d. h. einer Vertretung einzelner Muskelgruppen anstrebte, im Gegensatz zur Großhirnrinde eine im großen und ganzen ziemlich einheitliche Struktur darbietet. Die letztere zeigt, worauf wir wiederholt hingewiesen haben, ein sehr buntes Bild in der Gestaltung und im Ausbau der einzelnen Schichten, so daß im

[1]) *L. Luciani*: Das Kleinhirn (übersetzt von *Fränkel*). Leipzig 1893; Ergebnisse der Physiol. (*Asher-Spiro*). **3**. (2) 259 (1904). Hier findet sich die Literatur bis 1903 zusammengestellt. — [2]) *Hermann Munk:* Sitzgsber. der preuß. Akademie d. Wissensch. **22**, physikal.-math. Klasse (26. April 1906); (17. Januar 1907).

Laufe der Zeit etwa 200 Bezirke als in ihrem Aufbau charakteristisch abgegrenzt werden konnten. Neben dem Studium der Markscheidenentwicklung hat die histologische Untersuchung der einzelnen Großhirnrindengebiete unter der Führung von *C. Campbell, O. Vogt* und *Brodmann* dahin geführt, daß wir jede Abgrenzung von Hirnrindenteilen auf Grund funktioneller Eigenheiten an Hand der anatomischen Befunde kontrollieren können. Darüber hinaus hat die zytoarchitektonische Forschung auf zahlreiche Hirnrindenteile mit besonderer Struktur aufmerksam gemacht, für die besondere Leistungen noch nicht bekannt sind. Endlich hat sie uns die Grundlage gegeben, um tiefer in das einzelne Geschehen im Zentralnervensystem einzudringen. Es sei als Beispiel die Aufklärung der Struktur der Area striata mit ihrer doppelten inneren Körnerschicht angeführt[1]). Deren Feststellung hat zur Folge gehabt, daß bestimmte Beziehungen zwischen den einzelnen Retinastellen beider Augen in jedem Sehrindenzentrum geknüpft werden konnten. Gewiß wird in nicht zu ferner Zeit jedes Empfindungszentrum in ähnlicher Weise in Beziehung zu Anteilen der Aufnahmeapparate gebracht werden können. Es zeigt sich hier in ganz besonders eindringlicher Weise die Notwendigkeit des Zusammengehens der morphologischen Forschung mit der auf funktionelles Geschehen gerichteten. Ohne tiefen Einblick in die Struktur der einzelnen Gewebe vermögen wir bei keinem Organe seine Funktion klar zu erfassen. In besonders hohem Maße ist das beim Zentralnervensystem der Fall. Mit Begeisterung folgen wir dem erfolgreichen, unentwegten Vorwärtsschreiten der anatomischen Forschung und dem weiteren systematischen Ausbau des experimentellen Studiums an Tieren. Vor allem sehen wir mit größter Spannung vor unseren Augen sich die Ausdeutung von mit einem immer besseren Rüstzeug untersuchten Experimenten, welche die Natur an Menschen in großem Umfange und in mannigfaltigster Weise vornimmt, in immer kritischerer und erfolgreicherer Weise vollziehen. Wir erkennen, daß phylogenetisch alte und neue Anteile des Zentralnervensystems verschieden leicht angreifbar sind. Wir verfolgen, wie unsere Entwicklung funktionell über manche Einrichtungen im tierischen Organismus hinausgeht, und wie neue Bahnen mit Beziehungen zu neu auftauchenden Zentren Verwendung finden, und wie im Anschluß an allerlei Schädigungen gerade diese Neuerwerbungen vielfach zuerst zur Ausschaltung kommen. In dem Maße, wie das der Fall ist, sinkt der Mensch auf phylogenetisch ältere Entwicklungsstufen zurück. Betrachten wir von solchen Gesichtspunkten aus die Pathologie des Zentralnervensystems, dann wird uns klar, welch große Bedeutung der genau beobachtete Tierversuch für die Aufklärung der einzelnen Funktionstypen hat. Wir begegnen bei Störungen im Gebiete des Zentralnervensystems, sei es nun, daß wir durch Narkose gewisse Gebiete davon funktionell für einige Zeit lahmlegen, sei es, daß ein dauernder Ausfall von Zentren vorhanden ist, Mechanismen, die uns bei Tieren in deren normalem Zustand entgegentreten. Es sei in dieser Beziehung auf das von uns bereits über Labyrinth- und Stellreflexe Dargelegte hingewiesen. Wir erkannten, daß manche Reflexe, die in

[1]) Physiologie III, Vorlesung 9.

Beziehung zur Stellung und Haltung des Kopfes und des Körpers stehen, bei uns nicht nachweisbar sind, wenigstens nicht von bestimmten Lebensjahren an; sie treten jedoch in Erscheinung, wenn gewisse Zentren ihren Dienst versagen[1]).

Wir betonen diese Feststellungen deshalb an dieser Stelle mit allem Nachdruck, weil einerseits mit Recht betont worden ist, daß man Ergebnisse von Tierversuchen eben wegen der verschieden weit ausgebildeten Organisation des Zentralnervensystems nicht ohne weiteres auf den Menschen übertragen dürfe, und andererseits die Beobachtungen an erkrankten Menschen uns klarlegen, daß nur eine genaue Kenntnis des Geschehens im tierischen Organismus uns die rechten Wege in der Erklärung der auftretenden besonderen Erscheinungen weist. Blühendes Menschenleben wird in kurzer Zeit im Anschluß an bestimmte Infektionen in seiner Wertigkeit herabgesetzt. Wir haben Ruinen vor uns. Nirgends wird uns der gewaltige Unterschied in Funktionsleistungen so eindringlich offenbar, als wenn wir z. B. Personen betrachten, die an Encephalitis lethargica erkrankt sind. Aus einer geistig regsamen, motorisch lebhaften Persönlichkeit ist ein Organismus hervorgegangen, bei dem wir auf vielen Gebieten auf eine verschleppte und durchaus ungenügende Durchführung von Funktionen stoßen. Derartige Beobachtungen spornen uns immer wieder dazu an, nicht zu ruhen, bis es gelungen ist, die Infektionen einzudämmen bzw. auszuschalten und sie vor allen Dingen ihrer Schädlichkeit möglichst zu berauben. Vor allem aber ist charakteristisch für den großen Fortschritt der Forschung auf dem Gebiete des Zentralnervensystems, daß einerseits Fälle von Ausfallserscheinungen in gründlichster Weise unter Benutzung der Erfahrungen der physiologischen Forschung studiert werden, und andererseits auf Grund der Beobachtung, daß in manchen Fällen die Möglichkeit der erhöhten Ausnutzung von nicht beschädigten Bahnen und Zentren einen mehr oder weniger vollständigen Ausgleich für zunächst bestehende Ausfallserscheinungen schafft, alles getan wird, um die Ausbildung von Selbstregulationen zu unterstützen. An die Stelle der Hoffnungslosigkeit Störungen im Gebiete des Zentralnervensystems gegenüber ist das Bestreben getreten, nicht zu ruhen, bis das, was zu ersetzen ist, erreicht ist.

Begeben wir uns nunmehr zu der Betrachtung der Funktionen des Kleinhirns. Wir haben dabei einerseits Bahngebiete zu berücksichtigen, welche Erregungen, die von der Kleinhirnrinde ausgehen und über Kleinhirnkerngebiete weitergeleitet werden, auf periphere Gebiete übertragen, und andererseits solche, die Kleinhirngebieten solche von außen zuführen. Beginnen wir mit Beobachtungen an Tieren, und zwar mit solchen die nach Entfernung von Kleinhirnanteilen und auch des gesamten Cerebellums gemacht worden sind. Wir wollen gleich hervorheben, daß bei im großen und ganzen gleichen Befunden erhebliche Meinungsunterschiede in ihrer Deutung vorhanden sind. Ohne uns auf Einzelheiten einzulassen, wollen wir das herausheben, was als feststehend betrachtet werden darf.

Nach Wegnahme einer Kleinhirnhälfte beobachtet man beim Hunde, bei der Katze, beim Affen — und auch bei anderen Säugetieren —

[1]) Physiologie III, Vorlesung 24.

unmittelbar nach dem Eingriff Zwangsbewegungen[1]). Sie sind bei den zuerst genannten Tieren viel ausgesprochener als beim Affen[2]). Die letztere Tierspezies vermag sie sogar zu unterdrücken. Ganz besonders stark treten Zwangsbewegungen beim Meerschweinchen und beim Kaninchen hervor. Ferner zeigen Vögel (Tauben) sehr intensive und lange andauernde Bewegungen der genannten Art. Man erhält den Eindruck, daß diese um so mehr zurücktreten, je höher man in der Tierreihe aufsteigt. Die Zwangsbewegungen äußern sich in Rollbewegungen. Es ist sehr interessant, daß ihr Auftreten bei Katzen und Hunden schon nach 24 Stunden zurückgeht. Ist die rechte Kleinhirnhälfte exstirpiert worden, dann bemerkt man, daß die Rollbewegung um die Körperachse nach rechts herum erfolgt, von der Normalstellung aus und von oben betrachtet. Bringt man das Tier etwa 24 Stunden nach der Operation in die rechte Seitenlage, dann bleibt es ruhig liegen. In linker Seitenlage ist es unruhiger und neigt leicht zu Rollbewegungen. Eine solche zeigt folgenden Verlauf. Es werden Kopf und Rumpf plötzlich in Rückenlage übergeführt. Dabei zeigt der Blick des Tieres einen starren und wilden Ausdruck. Es beginnt ängstlich zu schreien. Dauert der Anfall, bei dem auch Unruhe der Augen auftritt — es kommt dabei nicht zu Nystagmus[3]) —, an, dann folgen Rollungen, bei denen Kopf und Vorderkörper die Führung haben. Tonusunterschiede sind zwischen den linken und rechten Pfoten nicht vorhanden. Im Verlaufe von weiteren 3—5 Tagen nimmt die schon unmittelbar nach der Operation vorhandene Seitenwendung des Kopfes (Wendung nach der operierten Seite) und die nach der Gegenseite vorhandene Krümmung der Wirbelsäule ab. Die Tiere beginnen mit Sitz- und Gehversuchen. Sie mißlingen zunächst. Schließlich gelingt es den Tieren, sich in Bauchlage zu bringen. Es schließen sich dann Laufbewegungen an, bei denen die Vorderbeine mehr oder weniger weit nach vorne gestreckt werden. Es sind dabei die Bewegungen der rechten vorderen Pfote — wir haben als Beispiel die Exstirpation der rechten Kleinhirnhälfte gewählt — zumeist sehr ausgiebige. Die Gliedmaße wird mit weit ausholender Bewegung bis über den Kopf hinausgehoben und hierauf mit Wucht auf den Boden aufgesetzt. Zunächst dreht sich das operierte Tier bei den Bewegungsversuchen um sein Becken als Achse, und zwar im Kreise nach rechts herum. Wird der Kopf gehoben, dann stellen sich pendelnde Bewegungen desselben ein. Dabei zittert auch der Körper. Interessant ist auch das Auftreten von abnormen Extremitätenstellungen. Die Fortschritte halten an. 2—3 Wochen nach stattgehabter Operation ist das Gehvermögen ganz erheblich gebessert. Es sind jedoch noch ganz charakteristische

[1]) Vgl. hierzu die Beobachtungen von *J. G. Dusser de Barenne*, mitgeteilt im Handbuch der Neurologie des Ohres. **1.** 598 ff. Urban & Schwarzenberg, Berlin u. Wien. 1924. — Vgl. ferner *L. Luciani*: Das Kleinhirn. 1893. — *H. Munk*: Gesammelte Mitt. N. F. Hirschwald, Berlin 1909. — [2]) *L. Luciani*: l. c. — *André-Thomas*: Etude sur les blessures du cervelet. Vigot frères, Paris 1918. — *M. Lewandowsky*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 129 (1903); Handb. d. Neurol. **1.** 358 (1910). — *H. Munk*: Sitzgsber. d. preuß. Akad. d. Wissensch. 26. April 1906; 17. Januar 1907. — [3]) *D. Ferrier* u. *Turner:* Philosoph. transact. royal soc. London. **185.** 722 (1894). — *R. Russel*: Ebenda. 185 (1894). — *André-Thomas*: Etude sur les blessures du cervelet. Vigot frères, Paris 1918. — *H. Munk*: l. c.

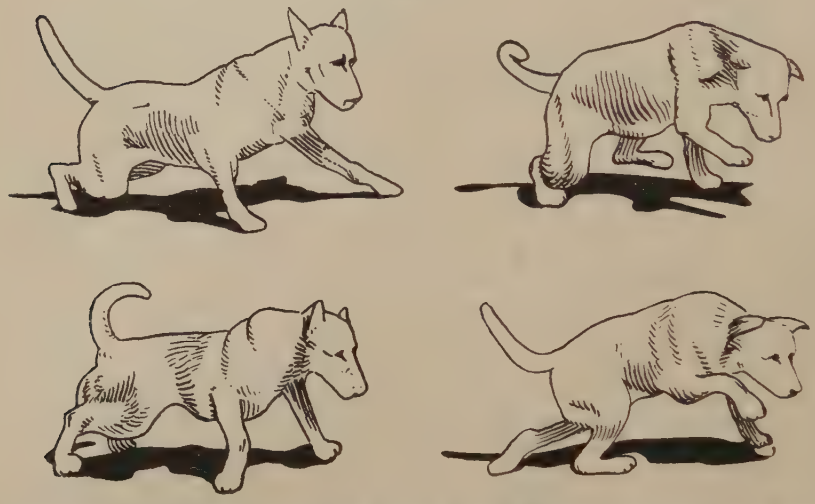
Störungen vorhanden. Das rechte Vorderbein wird, wie beim Paradeschritt, nach vorne bewegt und dann stampfend aufgesetzt. Das rechte Hinterbein zeigt die gleiche Bewegungsart. Beim Gehen wird ein Kreis (nach rechts herum) beschrieben. Die Besserungen im Gehvermögen halten an. Schließlich verbleiben nur noch geringe Störungen, und zwar zeigen die der operierten Seite entsprechenden Extremitäten, wenn auch in stark abgeschwächtem Maße, die geschilderten eigenartigen Bewegungen.

Wird das gesamte Kleinhirn entfernt, dann erfolgen zunächst auch Zwangsbewegungen. Sie sind weniger stark ausgesprochen, als nach der Entfernung von nur einer Kleinhirnhälfte. Der Kopf wird vom operierten Tier stark gehoben und nach rückwärts gebeugt. Die Wirbelsäule ist insbesondere im Hals- und Brustteil stark nach rückwärts gebogen. Besonders charakteristisch ist die Haltung der vorderen Extremitäten. Sie werden steif nach vorwärts gestreckt und abduziert gehalten. Rollbewegungen fehlen. Schon nach zwei Tagen — auch hier ist an Versuche an Hunden oder Katzen gedacht — verringert sich die abnorme Stellung des Kopfes und der Wirbelsäule. Es erfolgen Aufsitz- und Stehversuche. Dabei bleibt der Hinterkörper in Seitenlage. Das kleinhirnlose Tier ist sehr unsicher. Es fällt wiederholt nach der einen oder anderen Seite. Schon wenige Tage später (etwa 3—4 Tage nach der Operation) ist es den Tieren möglich, eine symmetrische Bauchlage einzunehmen. Allmählich gelingt es ihnen dann, sich auf alle vier Beine zu stellen. Es sind große Anstrengungen erforderlich, um in Bauch- und Stehlage zu gelangen. Es zeigt sich Zittern des Körpers. Ferner tritt Pendeln des Kopfes ein. Schon nach 10 Tagen kann es zu einer Fortbewegung kommen. Sie erfolgt in einer ganz abnormen Weise (vgl. hierzu Abb. 29[1]), S. 76). Es fehlt die koordinierte Bewegung der Vorder- und Hinterbeine. Es findet mit Hilfe von kräftigen, ruckartigen Stößen von seiten der Hinterbeine aus ein Vorwärtsstoßen des Körpers statt. Die Vorderbeine werden dabei zumeist steif und unbewegt gehalten. Bemerkenswert ist, daß Veränderungen des Muskeltonus im Sinne einer Abnahme desselben fehlen; es zeigt sich im Gegenteil beim Stehen ein auffallend starker Stütztonus. Ferner ist ein übermäßig starker Einfluß von Stellungsänderungen des Kopfes, des Beckens und der Extremitäten auf die Tonusverteilung der Gliedmaßen vorhanden[2]). Es finden sich keine Störungen im Gebiete des Tastsinnes, dagegen ist jener Mechanismus gestört, der auf Stellungsänderungen der Gliedmaßen die erforderlichen Maßnahmen bewirkt. Gibt man den Pfoten oder Extremitäten abnorme Stellungen, indem man z. B. den Fußrücken auf den Boden stellt oder abnorme Ab- oder Adduktion der Beine u. s. w. ausführt, dann erfolgt entweder keine Korrektur, oder aber es dauert lange Zeit, bis die normale Stellung eingenommen wird. Dabei ist die Intelligenz der kleinhirnlosen Tiere normal. Sie bellen laut. Im Laufe der Zeit werden die Bewegungen insofern bessere, als größere Strecken, ohne daß Umfallen eintritt, zurückgelegt werden können. Die Bewegungen als solche bleiben stark gestört. Es werden die Pfoten

[1]) Entnommen: *J. G. Dusser de Barenne*: l. c. S. 606. — [2]) Vgl. hierzu *G. G. J. Rademaker:* Zbl. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **44**. 781 (1926).

abnorm hoch gehoben, schleudernd und unter Kraftanwendung aufgesetzt. Es fehlt die Koordination der Bewegung der Vorder- und Hinterbeine vollkommen. Die Bewegungen selbst erfolgen sprungartig, abrupt und brüsk. Sie sind unbeherrscht. Kleinhirnlose Hunde und Katzen stehen keinen Augenblick ruhig da. Die erwähnten Bewegungen hören dann auf, wenn die Pfoten statisch beansprucht — gestreckt oder belastet — werden. Immer sind noch Zitterbewegungen zu sehen. Ferner schwanken die Tiere häufig beim Gehen. Interessant ist, daß bestimmte Bewegungsarten offenbar ganz normal durchführbar sind. Das liegende Tier kratzt sich z. B. mit der Hinterpfote, wie ein normales Tier. Die kleinhirnlose Katze wäscht sich mit der Pfote in der gleichen Weise, wie

Abb. 29.



Störungen des Gehens eines kleinhirnlosen Hundes. Getreue Wiedergabe aus einer Kinoaufnahme. (Aufgenommen am 2. September 1919; Operation am 25. Februar 1919.)

eine solche, die im Besitz des Kleinhirnes ist. Bei dieser Gelegenheit sei daran erinnert, daß beim kleinhirnlosen Hunde sämtliche Labyrinthreflexe erhalten sind[1]).

Eigenartig sind jene Störungen, die im Anschluß an die mediane Spaltung des Kleinhirns auftreten[2]). Es zeigen sich Zwangsbewegungen nach hinten, wobei es zum Rückwärtsschlagen des Körpers kommen kann. Der Kopf weist bei aktiven Bewegungen leichtes Zittern auf. Kurz nach der Operation findet sich Zwangshaltung. Es sind dabei die hinteren Extremitäten in sitzender Stellung des Tieres unter dem Leib nach vorne gestreckt. Es fehlen Zwangsbewegungen und asymmetrische Stellungen ganz. Im Laufe der Zeit gehen

[1]) Physiologie III, Vorlesung 24. — [2]) *M. Lewandowsky*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 129 (1903). — *W. Trendelenburg*: Arch. (f. Anat.) u. Physiol. 83 (1907); 120 (1908). — *André-Thomas*: La fonction cérébelleuse. Doin et fils, Paris 1911.

alle Erscheinungen zurück. Ähnliche Befunde ergibt die Entfernung des Wurmes, nur sind die Störungen zunächst viel schwerer und verschwinden auch nach längerer Zeit nicht ganz.

Von grundlegender Bedeutung ist die Feststellung, daß nach sorgfältiger Wegnahme der Rinde der einen Kleinhirnhälfte unter Vermeidung einer Schädigung der Kleinhirnkerne und vor allem des Wurmes, Zwangsbewegungen ausbleiben[1]). Von großem Interesse ist, daß solche auch nach Durchtrennung der Brückenarme nicht auftreten[2]). Das Versuchstier — ein Hund — konnte schon in den ersten Tagen nach der Operation, unter Kopfwendung nach der operierten Seite und Abduktion der Extremitäten der gleichen Seite, sich aufstellen und laufen. Diese Beobachtung weist darauf hin, daß die oben geschilderten, zunächst sehr schweren Störungen in der Verwendung der Extremitäten mit einer Ausschaltung von Kleinhirnkerngebieten und insbesondere mit Verletzungen des Wurmes zusammenhängen. Weiterhin ist für die Frage der Auslösung der Zwangsbewegungen von grundlegender Bedeutung, daß die möglichst isolierte Verletzung der Vestibulariskerne zu ganz ähnlichen Rollbewegungen führt, wie sie in den ersten Tagen nach halbseitiger Kleinhirnexstirpation in Erscheinung treten[3]). Hierzu sei hervorgehoben, daß sowohl Anteile des *Deiters*schen als des *Bechterew*schen Kernes ins Kleinhirnmark hineinreichen. Da nun auch bei labyrinthlosen Tieren nach einseitiger Wegnahme des Kleinhirns Zwangsbewegungen auftreten[4]), so ergaben sich Zweifel darüber, ob jene Kerne in Beziehung zu diesen stehen. Es konnte jedoch gezeigt werden, daß sie trotz Ausschaltung der von peripheren Sinnesorganen zuströmenden Erregungen noch in Funktion bleiben und von sich aus solche an motorische Apparate weitergeben[5]). Es lassen diese Beobachtungen es als sehr wahrscheinlich erscheinen, daß den genannten Kerngebieten außer vom N. vestibularis aus noch von anderen Bahnen entsprechende Erregungen zugeleitet werden. Es sei ferner darauf hingewiesen, daß auch dann, wenn die spino-zerebellaren Bahnen unterbrochen werden, Rollbewegungen höchstens angedeutet sind. Wohl aber finden sich Störungen in den Bewegungen, die ganz denen gleichen, die nach Wegnahme von Kleinhirnkerngebieten auftreten[6]) (vgl. hierzu Abb. 30—32[7]), S. 78). Auch nach Durchtrennung der Kleinhirnseitenstrangbahnen sind die Steh- und Gehstörungen unmittelbar nach der Operation am schwersten. Sie gleichen sich dann mit der Zeit mehr und mehr aus. Es überrascht uns der Befund des Auftretens von Gehstörungen nach Unterbrechung der genannten Faserzüge nicht. Wir haben es ganz offensichtlich mit einer Einrichtung zu tun, die sich

[1]) *M. Rothmann*: Neurol. Zbl. 1010 (1914). — [2]) Vgl. hierzu *J. P. Karplus* und *A. Spitzer:* Arbeiten aus dem Wiener Neurologischen Institut. Festschrift 1907. — [3]) *E. A. Spiegel:* Jahrbuch d. Psychiatrie u. Neurol. **44**. 325 (1925). — [4]) *H. Beyer* u. *M. Lewandowsky:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 451 (1906). — [5]) *E. A. Spiegel* u. *G. Sato: Pflügers* Archiv. **215**. 106 (1926). — [6]) Vgl. Physiologie III, Vorlesung 22. — *Robert Bing*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 250 (1906); Die Bedeutung der spino-zerebellaren Systeme. Bergmann, Wiesbaden 1907. — *O. Marburg*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 457 (1904). — [7]) Entnommen *Robert Bing*: Die Bedeutung der spino-zerebellaren Systeme. l. c. S. 54.

jener an die Seite stellen läßt, die wir ganz allgemein ein zur Durchführung von Reflexvorgängen vorfinden. Die spino-zerebellaren Bahnen übermitteln fortlaufend von der Peripherie her Erregungen und veranlassen auf diese Weise Einstellungsvorgänge, d. h. sie stellen den sensiblen Bogen eines kompliziert gebauten Reflexbogens dar. Das Reflexzentrum befindet sich in Kleinhirnkerngebieten. Von ihnen aus kommt es zur Erregungsübertragung auf extrapyramidale Kern- und

Abb. 30.

Abb. 31.

Abb. 32.

Abb. 30. Das auf die Beine gestellte, schwankende, hilflos mit hyperabduzierten Extremitäten dastehende, jede willkürliche Bewegung vermeidende Tier am 2. Tag nach der Operation.

Abb. 31. Rückwärtsbewegung, ausgelöst durch einen Gehversuch (3. Tag nach der Operation).

Abb. 32. Gehversuche am 4. Tage nach der Operation. Extreme Abduktion der Gliedmaßen mit abnormem Vorschieben der Hinterpfoten. Übertriebenes Erheben der Vorderbeine.

Bahngebiete, von denen aus über den roten Kern auf dem Wege des Tractus rubro-spinalis Vorderhornzellen in entsprechend abgestufter Weise Erregungen zufließen.

Überblicken wir die an Tierversuchen nach vollständiger oder teilweiser Kleinhirnexstirpation erhobenen Befunde, dann erkennen wir ohne weiteres, daß im Kleinhirn befindliche Einrichtungen in Beziehung zur Regelung von Bewegungen stehen. Ihre Funktion steht in innigstem Zusammenhang mit der Zuleitung von Erregungen. Einerseits sind es propriozeptive Reize, die durch die Kontraktion von Muskeln, die Anspannung von Sehnen und Faszien und durch Spannung und

Entspannung von Hautanteilen hervorgerufen werden, und andererseits Erregungen, die von Labyrinthsinnesorganen ausgehen und auf der Bahn des N. vestibularis zur Übertragung kommen, welche zu einem entsprechenden Eingreifen der in Frage kommenden Kleinhirnanteile führen. Dazu kommen dann noch die Beziehungen zur Großhirnrinde und vor allem auch zum Stirnhirn. Auch sie können sich in Beeinflussungen jener Zentren auswirken, von denen aus die Koordination von Bewegungsvorgängen geleitet wird. Darüber besteht kein Zweifel mehr, daß das Kleinhirn ganz allgemein als ein hoch organisiertes Reflexzentrum für die Regulierung von Bewegungen aufzufassen ist[1]). Dagegen sind weitere Aufgaben, die ihm zuerkannt worden sind, umstritten. Es ist eine Reihe von Erscheinungen als charakteristisch für den Ausfall von Kleinhirnfunktionen beschrieben worden, jedoch erwies eine genaue Analyse der vorhandenen Störungen, daß ein Irrtum vorlag. So sollten die Muskeln jener Körperseite, auf welcher der zugehörige Kleinhirnanteil fehlt, schlaff, atonisch sein[2]). Die betreffenden Gliedmaßen sollten ferner passiven Bewegungen weniger Widerstand entgegenstellen als bei Tieren, die im Besitze des Cerebellums sind. Weiterhin sollten die in Frage kommenden Muskeln bei ihrer Tätigkeit weniger Energie entfalten können (Asthenie), und endlich wurde das Zittern, Wackeln und das Unsichere mancher Bewegungen als wesentliches Symptom für den Ausfall von Kleinhirnfunktionen angesehen. Für die zuletzt genannten Erscheinungen ist die Bezeichnung Astasie eingeführt worden. Es besteht nun kein Zweifel mehr darüber, daß sowohl die Atonie als auch die Asthenie nach Kleinhirnausschaltungen fehlen können, bzw. so wenig ausgesprochen vorhanden sind, daß beide Symptome nicht kennzeichnend für eine Mitwirkung des Kleinhirns bei entsprechenden Funktionen im Muskelgebiete sind[3]). Allgemein beobachtet ist dagegen die auch oben geschilderte Astasie. Umstritten ist die Erklärung des Zustandekommens dieses Zustandes. Es liegen Einzelbeobachtungen vor, nach denen die Muskeln jener Körperseite, auf der die Kleinhirnexstirpation stattgefunden hat, auf elektrische Reize bestimmter Frequenz einen weniger vollkommenen Tetanus aufweisen sollen, als die Muskulatur der Gegenseite[4]). Leider fehlt eine Wiederholung dieses so bedeutungsvollen Versuches.

Neben den Störungen in Bewegungsvorgängen, die übrigens nicht allgemeiner Natur sind — es sei an die S. 76 mitgeteilten Beobachtungen über Kratzen, Waschen (bei Katzen) hingewiesen —, und dem Zittern und Wackeln werden regelmäßig solche auf dem Gebiete der Sensomotilität gefunden, die sich in nicht erfolgender Korrektur von unrichtigen Körperstellungen äußern. Man hat kurzerhand von einem Versagen bestimmter Gebiete der Sensibilität — Berührungssinn und Tiefensensibilität — gesprochen, jedoch bedarf jede Ausfallserscheinung auf dem Gebiete von Reflexen eines eingehenden Studiums, um

[1]) Über besondere Störungen im Gebiete der Reflexe und des Tonus vgl. *G. G. J. Rademaker:* Nederl. tijdschr. v. geneesk. **70** (1). 2166 (1926). — [2]) Vgl. *L. Luciani*: Das Kleinhirn. 1893. — [3]) Vgl. hierzu auch *G. G. J. Rademaker:* Abstracts of communic. to the XIIth internat. physiol. congress, Stockholm. 138 (1926). — [4]) *M. L. Patrizi*: Arch. ital. de biol. **42**. 160 (1904).

herauszubekommen, welcher Anteil des in Frage kommenden Reflexbogens gestört ist. Sind Kleinhirnanteile, die Beziehung zur Regulation von Bewegungsvorgängen besitzen, ausgeschaltet, dann bestehen mehrere Möglichkeiten der Ausbildung von Ausfallserscheinungen. Einmal kann das Kleinhirn als Vermittler von Erregungszuleitungen eine Rolle spielen[1]). So erfahren vielleicht Erregungsvorgänge, die Kleinhirnanteilen z. B. in den spino-zerebellaren Bahnen oder im N. vestibularis von den zugehörigen Sinnesorganen aus zufließen, in Kleinhirnkerngebieten eine Umleitung und vielleicht auch eine Umformung. Versagt das Kleinhirn, dann findet in mancher Richtung eine Absperrung statt. Obwohl der sensible Anteil der in Frage kommenden, Reflexvorgängen dienenden Einrichtungen durchaus funktionstüchtig ist, kommt es zu Störungen, die ganz und gar einer sensiblen „Lähmung" gleichen, weil trotz unausgesetzter Aussendung von Erregungen von den in Frage kommenden Sinnesorganen aus die entsprechende motorische Reaktion ausbleibt. Weder kommt es zur fein abgestuften Einstellung des Muskeltonus, angepaßt an die vorhandenen Bedingungen, noch erfolgen die Bewegungen als solche unter wirksamer Kontrolle der beteiligten Sinnesorgane[2]). Es ist in Gestalt des Kleinhirnes jene Stelle im ganzen Reflexsystem ausgeschaltet, von der aus die Beziehung zwischen sensiblen und motorischen Gebieten vermittelt wird.

Es besteht fernerhin die Möglichkeit, daß die in Frage kommenden Kleinhirnzentren stets dann beteiligt sind, wenn von motorischen Großhirnzentren aus der Pyramidenbahn Erregungen übergeben werden. Extrapyramidales und Pyramiden-System arbeiten höchst wahrscheinlich unmittelbar zusammen. Es ist sehr wohl möglich, daß immer dann, wenn von der erwähnten Großhirnrindenzone aus ein Impuls ausgesandt wird, der bestimmten Muskelgruppen gilt, zugleich dem Kleinhirn eine Anregung zugeht, die zur Folge hat, daß unter Benützung extrapyramidaler Bahnen — z. B. der rubro-spinalen Bahn — die entsprechenden Muskelkerngebiete im Rückenmark vorbereitenderweise in einen Zustand versetzt werden, der sich vielleicht in jenen Maßnahmen auswirkt, die dem eigentlichen Bewegungsvorgang an Extremitäten vorausgehen. Sie äußern sich in der Anpassung des Tonus — abgesehen von Reaktionen, welche die Durchblutung der beteiligten Muskeln und mancherlei sonstige im Dienste einer geregelten Durchführung der Stoffwechselvorgänge stehende Vorgänge regeln — an den erfolgenden Bewegungsvorgang, und zwar in der bereits mehrfach erwähnten Weise im Agonisten und Antagonisten in aufeinander in feinster Weise abgestufter und eingestellter Form. Es erfolgt, bevor ein Bewegungsvorgang zur Durchführung kommt, die Schaffung einer bestimmten Ausgangslage, d. h. es wird durch entsprechende Anspannung von Synergisten unter entsprechender Beteiligung der Antagonisten das in seiner Lage zu verändernde Gelenk festgestellt[3]). Jetzt kann der Agonist von dieser Lage aus, entsprechend dem zunehmenden

[1]) Vgl. hierzu *M. Lewandowsky*; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 129 (1903). — [2]) Vgl. hierzu *G. G. J. Rademaker:* Nederl. tijdschr. v. geneesk. **70** (1). 2166 (1926). — [3]) Vgl. *F. H. Lewy*: Die Lehre vom Tonus und der Bewegung. J. Springer, Berlin 1923.

Kontraktionsvorgang, eine Stellungsänderung der im betreffenden Gelenk zusammengefaßten Körperanteile herbeiführen. Zugleich hat der Antagonist einen Impuls im Sinne eines Nachlassens seiner Spannung erhalten. Es ist zur Zeit nicht möglich, die so mannigfaltigen Vorgänge, die jedem Bewegungsvorgang zugrunde liegen, im einzelnen auf das kortiko-spinale System und auf die extrapyramidalen Anteile des motorischen Gesamtsystems zu verteilen. Wir müssen uns immer vor Augen halten, daß jeder Tätigkeit im Gebiete des Muskelsystems eine Summe von mannigfaltigen Einzelvorgängen entspricht. Kaum hat eine Erregung die Muskelzellen erreicht, so spiegelt sich die ausgelöste Zustandsänderung in der Entsendung von Erregungsvorgängen wieder, die von der Peripherie zentralwärts laufen. Sofort setzen entsprechende motorische Vorgänge ein, und wieder bedeutet das die Auslösung von Erregungen in Sinnesorganen, die dem Muskelgebiete und benachbarten durch Spannungs- und Kontraktionsänderungen in Mitleidenschaft gezogenen Geweben angehören. Wieder sind afferente Bahnen in Tätigkeit, und wieder springt die Erregung zentral modifiziert und entsprechend umgestellt auf eine efferente Bahn über. So strömen unausgesetzt Erregungen zentrifugal und zentripetal. Ein Vorgang bedingt den anderen. Kaum ist der Impuls der Pyramidenbahn übergeben, so beginnt das Zusammenspiel all jener Vorgänge, die wir als Reflexe bezeichnen. Agonist und Antagonist stehen zum Teil durch Vermittlung von Rückenmarkszentren miteinander in direkter „Fühlung", zum Teil verlaufen die durch propriozeptive Reize ausgelösten Erregungen zu jenem von uns schon eingehend erörterten System von Einrichtungen, das vom Mittelhirn abwärts bis in das verlängerte Mark reicht. Dazu gesellt sich dann noch das Kleinhirn mit seinen so mannigfaltigen Beziehungen, und endlich kommt jenes System hinzu, das wir im Striatum, Pallidum, Corpus Luysi und in der Substantia nigra kennenlernten. Mit ihm und direkt und indirekt auch mit den anderen extrapyramidalen Organisationen steht der Thalamus in Beziehung, der seinerseits wiederum nach allen Seiten Verbindungen besitzt. Er steht unter anderem in Beziehung zur Großhirnrinde und wird dadurch in gewissem Sinne mit in die Einflußsphäre jener Einrichtungen mit hineinbezogen, die unseren Organismus in Beziehung zur Außenwelt bringen. Es sind dies die Sinnesorgane. Vom Thalamus aus gehen Bahnen zu Anteilen des extrapyramidalen Systems. Umgekehrt fließen ihm auch Erregungen von zahlreichen Stellen zu, die ihn in Beziehung zu Vorgängen im gesamten Organismus bringen. Innen- und Außenerleben wirken sich im Thalamus aus und geben dieser Stelle des Zentralnervensystems ein ganz besonderes Gepräge. Wie mannigfaltig verknüpft jenes Geschehen ist, das in Beziehung zu Bewegungsvorgängen steht, zeigt weiterhin die bekannte Tatsache ihrer tiefgehenden Beeinflussung durch optische und akustische Reize. Es sei z. B. an den Einfluß der Musik auf den Rhythmus der Bewegungen erinnert. Schließlich sei noch der Beziehungen des extrapyramidalen Systems zum Hypothalamus und damit des Einflusses des so gewaltigen sympathischen und parasympathischen Systems gedacht.

Unsere Aufgabe ist es nun, den dem Kleinhirn zukommenden Anteil an dem so mannigfaltigen Geschehen bei der Auslösung, der Vor-

bereitung und der Durchführung von Bewegungsvorgängen abzugrenzen. Ihre Lösung ist deshalb so schwierig, weil wir über das gesamte Geschehen in den bei Bewegungsvorgängen beteiligten Geweben noch nicht ausreichend unterrichtet sind. Wir übersehen wohl zur Zeit manche Einzelvorgänge, wir vermögen jedoch noch nicht ein lückenloses Bild der einander folgenden und sich gegenseitig bedingenden Vorgänge zu geben. Andererseits erhält man beim Studium der Ausfallserscheinungen, die der Ausschaltung des einen oder anderen Systems des gesamten motorischen Apparates folgen, den Eindruck, daß die Muskelkerngebiete im Rückenmark von mehreren Seiten aus beeinflußt werden, und zwar bis auf Einzelheiten mehrfach im gleichen Sinn. Nur so ist es zu verstehen, daß nach Ausschaltung des Kleinhirnes in recht weitem Ausmaße zunächst vorhandene Ausfallssymptome zurückgehen. Es ist nun in dieser Richtung von größtem Interesse, daß ein schwerer Rückfall eintritt, wenn die motorische Rindenregion des Großhirnes entfernt wird[1]). So führt *Luciani* an[2]), daß z. B. nach einseitiger Exstirpation des Kleinhirnes, die Wegnahme der kontralateralen motorischen Großhirnrinde, nachdem die im Gefolge des ersten Eingriffes aufgetretenen Störungen weitgehend zurückgegangen waren, einen schweren Rückfall zur Folge hatte. Interessanterweise erfolgte mit der Zeit wieder ein Rückgang der Ausfallserscheinungen. Nach 4—5 Monaten waren sie stark gemildert. Erfolgte nunmehr die Exstirpation der homolateralen motorischen Großhirnrindenzone, dann war die Möglichkeit der aufrechten Haltung und des Gehens für immer aufgehoben. An Stelle der Ausschaltung des motorischen Großhirnrindengebietes kann man auch den N. vestibularis durchschneiden. Es tritt auch dann ein Rückfall ein, wenn nach Kleinhirnwegnahme bereits ein weitgehender Ausgleich in den Steh- und Gehstörungen eingetreten war[3]).

Die oben erwähnten Befunde sind von der allergrößten Bedeutung. Wir können noch hinzufügen, daß die nach Labyrinthexstirpation auftretenden Erscheinungen, die in mancher Hinsicht den nach Kleinhirnwegnahme auftretenden ähnlich, mit ihnen jedoch in manchen Einzelheiten nicht identisch sind, nachdem sie sich im Laufe der Zeit gemildert haben, ebenfalls wieder zum Vorschein kommen, wenn die motorische Großhirnrindenregion entfernt wird[4]). Dabei bleibt in jedem der erwähnten Fälle noch festzustellen, ob die nach der Ausschaltung der genannten Region auftretenden Erscheinungen die gleichen sind, wie sie zuvor nach Wegnahme des Kleinhirnes bzw. des Labyrinthes vorhanden waren, und ob sich dazu dann noch besondere Symptome hinzufinden, welche die Folge der Ausschaltung des kortiko-spinalen Systemes sind. Es ist an und für sich ganz gut denkbar, daß mit dem Ausfall des genannten Systems weitere Kerngebiete mit ihren Bahnen in eine

---

[1]) Nach halbseitiger Kleinhirnexstirpation soll die Reizbarkeit der kontralateralen motorischen Großhirnrindenzone verändert (gesteigert) sein. Vgl. hierzu *L. Luciani*: l. c. — *Risien Russell*: Philosoph. transact. royal soc., London. **185.** B. 819 (1895). — *G. Rossi*: Archiv. di fisiol. **10.** 251, 389 (1912); vgl. auch **11.** 258 (1913). — [2]) *L. Luciani*: l. c. — [3]) *André-Thomas*: Etude sur les blessures du cervelet. Vigot frères, Paris 1918. — [4]) *A. Bickel*: Untersuchungen über den Mechanismus der nervösen Bewegungsregulation. 1903.

neue Lage geraten und einerseits infolge des Ausfalls der Zufuhr von Erregungen im Sinne einer Lahmlegung von Funktionen in Erscheinung treten oder aber andererseits nach irgendeiner Richtung ein Übergewicht erhalten, weil jene Systeme versagen, die bis dahin für einen Ausgleich sorgten. Wir lenken die Aufmerksamkeit deshalb auf eine Vielheit von Möglichkeiten, weil ohne jeden Zweifel auf dem Gebiete der Erklärung von Störungen nach Lahmlegung bestimmter Einrichtungen des Zentralnervensystems viel zu sehr schematisiert worden ist. Es kann kein System und kein Anteil davon ausfallen, ohne daß eine ganze Reihe von mit ihm verbundenen Gebieten des Zentralnervensystems in irgendeiner Form in Mitleidenschaft gezogen wird. Wir erinnern uns, daß bestimmte Erscheinungen an Muskeln durch verschiedene Einflüsse bedingt sein können. Nehmen wir den Fall der Irismuskeln[1]). Wir beobachten eine Pupillenerweiterung. Sie kann durch eine Erregung im Gebiete des Systems „Sympathikus-Dilatatur" hervorgerufen sein. Es besteht jedoch auch die Möglichkeit, daß jener Nerv (N. oculomotorius bzw. N. parasympathicus) ausgeschaltet ist, der die Verengerung der Pupille vermittelt. Es fehlt dann jenen Erregungen, die zu einer Erweiterung des Sehloches führen, das Gegengewicht. Genau ebenso müssen wir jene Erscheinungen beurteilen, die im Anschluß an die Unterbrechung von bestimmten Systemen des Zentralnervensystems auftreten. Wir wollen gleich an die Zwangsbewegungen anknüpfen, die dann zur Beobachtung kommen, wenn das Kleinhirn oder bestimmte Anteile davon entfernt werden. Sind jene nun in dem Sinne aufzufassen, daß bestimmte Impulse zur Auswirkung kommen, weil von der Peripherie her bestimmte Vorgänge im Zentralnervensystem regelnde Erregungen nicht mehr eintreffen oder aber, ohne im Kleinhirnsystem modifiziert und umgestellt zu werden, ihren Einfluß entfalten, oder machen sich nach dem Ausfall der Kleinhirnfunktionen andere Systeme ohne das sonst vorhandene Gegengewicht geltend? Man hat vielfach von Hemmungen gesprochen und zum Ausdruck gebracht, daß von dem einen System aus eine bestimmte Funktion gefördert und von einem anderen gehemmt werden kann. Die erwähnte Bezeichnung kann ohne weiteres Verwendung finden, wenn Klarheit darüber gewahrt bleibt, daß sie über das Wesen des ganzen Vorganges nichts aussagt. Wir sehen den Enderfolg vor uns. Eine bestimmte Funktion wird abgeschwächt oder ganz abgebrochen, bzw. sie kommt gar nicht zur Entfaltung. Es sind ohne Zweifel bei allen Einflüssen auf irgendwelches Geschehen in Zellen immer mehrere Faktoren zu berücksichtigen. Es handelt sich immer um die Verschiebung eines bestimmten Gleichgewichtes. Mag es sich nun um eine Änderung der Wasserstoffionenkonzentration handeln, die ausgeglichen werden muß, oder aber um die Einnahme einer bestimmten Körperstellung, von der aus Reflexvorgänge sie wieder in eine bestimmte Ausgangslage zurückführen. Ebenso sind Einflüsse vorhanden, die in der Muskelzelle bestimmte Zustandsänderungen auslösen. Sie können in einer bestimmten Richtung verlaufen und haben dann ein bestimmtes Ergebnis, z. B. eine Verkürzung und Verdickung der Muskelfaser zur Folge. Es kann jedoch auch noch eine andersartige Erregung zur Geltung

[1]) Vgl. hierzu Physiologie III, Vorlesung 3.

kommen, die ihrerseits Veränderungen in der gleichen Muskelzelle hervorruft, welche Bedingungen schaffen, unter denen der Kontraktionsvorgang undurchführbar ist. Vielfach wird das Ergebnis der Beeinflussung von Zellsystemen von mehreren Zentren aus das sein, daß die einzelnen Zustandsänderungen sich ausgleichen und sich in einer Weise auswirken, die weder für die eine, noch die andere Erregungsart spezifisch ist. Mit diesen Bemerkungen möchten wir zum Ausdruck bringen, daß der Hemmung auch die Aussendung von Erregungen zugrunde liegen kann. Es handelt sich ohne Zweifel nicht immer um eine zentrale Absperrung. Wir erinnern uns des Umstandes, daß Inkretwirkungen durch die Hervorrufung bestimmter Zustände in Geweben gefördert und auch gehemmt werden können. Das Inkret ist zur Stelle, d. h. der Reiz ist gegeben. Es fehlen jedoch die für seine Auswirkung erforderlichen Bedingungen.

Kehren wir noch einmal zu der Beobachtung zurück, wonach die nach Ausfall von Kleinhirnfunktionen sich geltend machenden Symptome mit der Zeit mehr und mehr zurückgehen. Wir begegnen, wie wir schon mehrfach betont haben, nicht so selten nach Veränderungen im Zentralnervensystem Ausfallserscheinungen, die sich im Laufe der Zeit mildern. In jedem einzelnen Falle ist versucht worden, das Wesen des eintretenden Ausgleiches zu ergründen. Wir wollen jene Fälle außer acht lassen, bei denen durch eine Blutung, einen Tumor u. s. w. zunächst weitere Gebiete des Zentralnervensystems in Mitleidenschaft gezogen sind. Mit der Resorption des aus Gefäßen ausgetretenen Blutes, dem Rückgang einer Geschwulst, kurz, durch Druckentlastung werden mehr und mehr Gebiete freigegeben[1]). Sie nehmen ihre Funktionen wieder auf. Uns interessieren hier Ausfallserscheinungen, die längere Zeit angedauert haben und dann ganz allmählich an Schwere abnehmen, um schließlich zu einer weitgehenden Wiederherstellung von Funktionen zu führen. Wir wollen auf die verschiedenen Meinungen, die über den Vorgang des Wiederauftretens von Funktionen ausgesprochen worden sind, nicht eingehen. Es mangelt ihnen vielfach in hohem Grade eine sichere Grundlage. Weiterführen können uns nur Beobachtungen etwa der Art, wie wir sie oben erwähnt haben. Wir erkannten, daß die motorische Großhirnrindenzone offenbar gemeinsam mit dem Vestibularsystem einspringt und mehr und mehr den ungestörten Ablauf jener Funktionen sicherstellt, bei denen das Kleinhirn maßgebend beteiligt ist. Es sei in dieser Richtung auch der Beobachtung gedacht, daß manche Störung, z. B. auf dem Gebiete der Haut- und Tiefensensibilität, erst dann voll zur Auswirkung gelangt, wenn z. B. der Lichtsinn ausgeschaltet wird. Er kann in Fällen die Kontrolle übernehmen, in denen beim normalen Individuum Reflexvorgänge ausreichen. Es sei z. B. an das Verhalten von an Tabes Leidenden erinnert. Sobald sie mit geschlossenen Augen stehen sollen, zeigt sich Unsicherheit.

So sicher es feststeht, daß *das Kleinhirn regelnd in Bewegungsvorgänge eingreift und auf dem Wege*

[1]) Auf die nach Zerstörungen von Anteilen des Zentralnervensystems auftretenden Erscheinungen des *Shockes* kommen wir noch zurück.

von Reflexvorgängen ihre Koordination überwacht, so sicher ist es auch, daß neben ihm andere Systeme vorhanden sind, die in weitem Umfange für es eintreten können. Alle Vorgänge, die innerhalb des Systemes — Muskelkerngebiete des Rückenmarks, anschließende periphere Nervenbahn, Muskelzelle — zur Auswirkung kommen, unterliegen mannigfachen Regelungen. Sie sind mehrfach gesichert, wobei jedoch jede Einflußsphäre neben grundlegenden gemeinsamen Einwirkungen noch Besonderheiten aufweist, die für sie charakteristisch sind.

Wir haben bis jetzt das Kleinhirn in seiner Gesamtheit betrachtet. Reizversuche[1]) und das Studium der Folgeerscheinungen nach Exstirpation von einzelnen Anteilen der Kleinhirnrinde und weiterhin die Betrachtung der Kleinhirnentwicklung in der Tierreihe im Vergleich zur Entwicklung bestimmter Muskelgebiete haben mehr und mehr die Anschauung gefestigt, daß eine Lokalisation in Anteilen des Cerebellums etwa in der Art, wie wir sie im Gebiete der vorderen Zentralwindung und benachbarter Rindengebiete kennengelernt haben, vorhanden sei. Es sei zunächst hervorgehoben, daß das Lokalisationsproblem beim Cerebellum in vieler Hinsicht umstritten ist. Es liegt dies daran, daß einerseits Reizversuche in ihrer Ausdeutung insofern große Schwierigkeiten bereiten, als ihr Erfolg, wie schon S. 71 betont, auf eine Erregung benachbarter Kerngebiete und Leitungsbahnen von zusammengehörenden Muskelgruppen zurückgeführt werden kann, und andererseits die Exstirpationsversuche vielfach ohne ausreichende anatomische Nachprüfung zur Durchführung gekommen sind. Eine ganz genaue mikroskopische Feststellung der durch die Wegnahme von Anteilen der Kleinhirnrinde geschaffenen Veränderungen ist unerläßlich, hat sich doch herausgestellt, daß sich unter Umständen in Gebieten des Kleinhirns solche finden, die vom Ort des Eingriffes weit entfernt sind. Folgen, die man auf die Wegnahme von genau abgegrenzten Kleinhirnrindenanteilen bezog, erwiesen sich als durch Veränderungen im Kerngebiete bedingt.

Während es ohne weiteres gelingt, von der vorderen Zentralwindung aus durch Reizung Bewegungsvorgänge auszulösen, wird bestritten[2]), daß die Kleinhirnrinde künstlich erregbar sei. Einzig die Auslösung von seitlichen Augenbewegungen beim Kaninchen wird allgemein anerkannt und ebenso die Möglichkeit vom Flokkulus aus Augen-

---

[1]) Vgl. ältere Untersuchungen, u. a.: *H. Nothnagel*: Zbl. f. d. med. Wissensch. **14**. 387 (1876); *Virchows* Archiv. **68** (6). 33 (1876). — *Ferrier*: Die Funktionen des Gehirns (deutsch von *H. Obersteiner*). Vieweg, Braunschweig 1879. — *M. Lewandowsky*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 129 (1903). — *A. Lourié*: Neurol. Zbl. 14 (1907). — Vgl. auch *M. Probst*: Monatsschr. f. Psych. u. Neurol. **6**. 91 (1899). — *E. Hitzig*: in *Nothnagels* Pathol. u. Ther. (2. Aufl.). Hölder, Wien 1911. — *T. Hoskino*: Acta oto-laryngol. Suppl. 2. 1921. — [2]) *V. Horsley* u. *R. H. Clarke*: Brain. **31**. 45 (1908). — Vgl. auch *J. G. Dusser de Barenne* im Handb. d. Neurol. d. Ohres (herausg. von *G. Alexander* u. *O. Marburg*). **1**. 634. Urban & Schwarzenberg, Berlin u. Wien 1924: ferner *M. Rothmann*: Neurol. Zbl. **29**. 1084 (1910). — Vgl. auch *F. R. Miller* u. *F. G. Banting:* Americ. j. of physiol. **59**. 478 (1922).

rollungen zu erhalten[1]). Ferner wird berichtet, daß sich durch Reizung des Lobus anterior eine Verschiebung der Tonusverteilung in den Extremitätenmuskeln zugunsten der Beuger erzielen lasse[2]). Die diesen Einfluß vermittelnde Bahn verläuft im Bindearm. Eine weitere durchzieht das Corpus restiforme — wahrscheinlich handelt es sich um den Tractus fastigio-bulbaris[3]). Eindeutigere Befunde für oder wider die Frage der Vertretung bestimmter Muskelgruppen im Kleinhirn wurden bei Exstirpationsversuchen erhalten[4]).

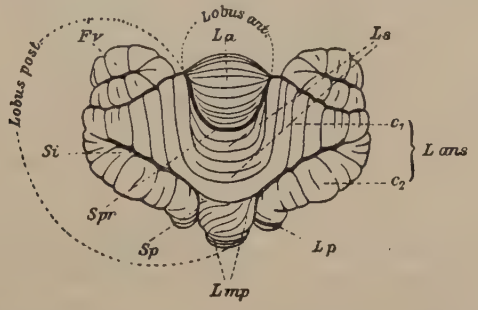
Es ist nicht ganz leicht, aus den in der Literatur niedergelegten Angaben über Erscheinungen, die sich nach Wegnahme bestimmter Anteile der Kleinhirnrinde zeigten, einen klaren Einblick in die Beziehungen bestimmter Kleinhirnrindenbezirke zu bestimmten Muskelgruppen zu gewinnen. Nicht nur sind die einzelnen Angaben zum Teil verschieden, sondern es ergeben sich weitere Schwierigkeiten aus der angewandten Nomenklatur. Es ist die interessante Anschauung aufgetaucht, es könnte aus der Entwicklung des Kleinhirns in der Tierreihe unter Berücksichtigung der besonderen Leistungen bestimmter Muskelgruppen ein Rückschluß auf die Lokalisation bestimmter Muskelgebiete in ihm gezogen werden[5]). Betrachten wir in der Tierreihe z. B. die Bewegungsmöglichkeiten der Extremitäten und ihrer Anteile, dann erkennen wir namentlich in der Ausbildung des „Fußes" der vorderen Extremität zur Hand eine augenfällige Weiterentwicklung im Sinne einer Ausgestaltung von bestimmten Grundbewegungen zu immer mannigfaltigeren Einzelbewegungen. Bei uns hat die Hand in funktioneller Hinsicht ihre größte Vollendung gefunden. Ferner bemerken wir, daß mit der Ausbildung des Stehens und Gehens auf zwei Extremitäten — aufrechter Gang — ebenfalls neuartige Anforderungen an jene Einrichtungen gestellt werden, die der Aufrechterhaltung des Körpergleichgewichtes dienen. Das Zusammenspiel von sensiblen und motorischen Systemen muß entsprechend umgestellt und den neuen Anforderungen angepaßt werden.

---

[1]) *R. Bárány*: Jahrb. f. Psychiatrie u. Neurol. **36**. 631 (1914). — [2]) *C. S. Sherrington*: J. of physiol. **22**. 319 (1897); **38**. 375 (1909); Brain. **38**. 191 (1915). — *M. Löwenthal* u. *V. Horsley*: Proceed. of the royal soc. of London. **46**. 20 (1897). — *Weed*: J. of physiol. **48**. 205 (1914). — *Cobb, Bailey* u. *Holtz*: Americ. j. of physiol. **44**. 239 (1917). — *Bremer*: Arch. internat. de physiol. **19**. 189 (1922). — *Miller* u. *Banting*: Brain. **45**. 104 (1922). — *J. G. Dusser de Barenne* im Handb. d. Neurol. d. Ohres. l. c. — [3]) *W. J. Bernis* u. *E. A. Spiegel*: Arbeiten aus d. Neurol. Institute an der Wiener Universität. **27**. 197 (1925). — [4]) *G. Pagano*: Rivista di patolog. nervosa e mentale. **9**. 209 (1904); Arch. ital. de biol. **43**. 139 (1905). — *A. Marassini*: Arch. di fisiol. **2**. 327 (1905); Arch. ital. de biol. **47**. 135. (1907). — *G. van Rynberk*: Arch. di fisiol. **1**. 569 (1904); Ergebn. d. Physiol. **7**. 653 (1908). Arch. néerl. de physiol. **10**. 155. 183 (1925). Hier finden sich umfassende Literaturangaben. — *E. Luna*: Anat. Anz. **32**. 617 (1908). — *G. Vincenzoni*: A. di farmacol. sperim. **7**. 119 (1908). — *Hulshoff Pol*: Psychiatr. u. neurol. bladen. 273 (1909); 181 (1915). — *J. Katzenstein* u. *M. Rothmann*: Neurol. Zbl. 1146 (1911). — *Löwy*: Neurol. Zbl. 184 (1913). — *André-Thomas* u. *A. Durupt*: Localisations cérébelleuses. Vigot frères, Paris 1914. — *G. Rossi*: Arch di fisiol. **19**. 391 (1921). — *G. Simonelli*: Riv. di patolog. nervosa e ment. **19**. H. 6 (1914); Arch. di fisiol. **19**. 447 (1921). — [5]) Vgl. z. B. *G. Jelgersma:* De physiologische beteekenis van het cerebellum. Amsterdam 1904; psychiatr. en neurol. bladen. **19**. 214 (1915); J. f. Psychol. u. Neurol. **23**. 173 (1918); **24**. 53 (1919); **25**. 12 (1920). — *V. Franz:* Biol. Zbl. **31**. 434 (1911). — *Fred Tilney:* Arch. of neurol. and psychiatry. **9**. 137 (1923).

Wir können nun am Zerebellum phylogenetisch alte und neue Teile — Paläocerebellum und Neocerebellum — unterscheiden[1]). Wurm und Flokkuli gehören zu den ersteren. Die Hemisphären stellen neu erworbene Teile dar. Es ist ein reizvoller Gedanke, die Erweiterung des Kleinhirnes in Beziehung zu neu auftretenden Leistungen bestimmter Muskelgruppen zu bringen. Es kommt dabei selbstverständlich nicht auf die vorhandene Entwicklung von Muskelgebieten in Hinsicht auf ihre Masse an, vielmehr ist die Funktionsentwicklung maßgebend. Es hat vor allem *Bolk*[2]) unter Ausschaltung der bisher üblichen Bezeichnung und Einteilung des Kleinhirns an Hand von vergleichenden anatomischen Studien in der Tierreihe unter Berücksichtigung des Erwerbes von neuen bzw. verfeinerten und vielgestaltigeren Bewegungsvorgängen in bestimmten Muskelgebieten eine von der bisherigen abweichende Abgrenzung der einzelnen Kleinhirngebiete in

Abb. 33.



Halbschematische Wiedergabe des Hundekleinhirns nach *van Rynberk* (Nomenklatur von *Bolk*). *La* = Lobus anterior. *Ls* = Lobulus simplex. *L. ans.* = Lobulus ansiformis. C_1, C_2 = Crus primum et secundum lobuli ansiformis. *Lmp* = Lobulus medianus posterior. *Lp* = Lobulus paramedianus. *Fv* = Formatio vermicularis. *Spr* = Sulcus primarius. *Si* = Sulcus intercruralis. *Sp* = Sulcus paramedianus.

Vorschlag gebracht. Wir wollen an dieser Stelle nur kurz erwähnen, daß er zunächst einen Lobus anterior und posterior unterscheidet. Vgl. hierzu Abb. 33[3]). Der letztere ist vom vorderen Lappen durch den Sulcus primarius abgegrenzt. Die Furchen des Lobus anterior verlaufen einheitlich. Sie sind regelmäßig frontal gestellt. Im Lobus posterior ist ihr Verlauf ein mannigfaltigerer, und zwar

[1]) *L. Edinger*: Anat. Anzeiger. **35**. 319 (1909); Deutsche med. Wochschr. 633 (1913). — Vgl. auch die vergleichenden Studien vou *C. J. van der Horst* über das Kleinhirn von Fischen: Verslag d. afdeel. natuurk., kgl. akad. v. wetensch., Amsterdam. **34**. 816 (1925). — *G. van Rynberk:* Arch. néerl. de physiol. **10**. 183 (1925). Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben; ferner wird kritisch Stellung zu dem ganzen Lokalisationsproblem genommen. — [2]) *L. Bolk*: Das Zerebellum der Säugetiere. G. Fischer, Jena 1906. — Vgl. auch *S. Ingvar*: Zur Phylo- und Ontogenese des Kleinhirns nebst einem Versuch zu einheitlicher Erklärung der zerebellaren Funktion und Lokalisation. Bohn, Haarlem 1918. — Vgl. hierzu auch *A. Troell* u. *C. Hesser*: Acta chirurg. scandin. **54**. 211 (1921). — *Mingazzini*: Rivista otoneuro-oftalm. **1**. 47 (1925). — *G. van Rynberk:* l. c. — [3]) Entnommen: *J. G. Dusser de Barenne* im Handbuch der Neurologie des Ohres l. c. 644.

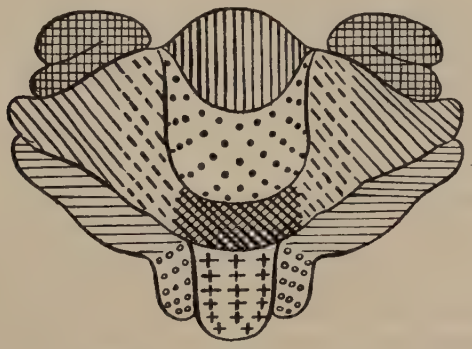
beobachten wir frontal, sagittal und schräg verlaufende Furchen. Anschließend an den Sulcus primarius sind sie im erwähnten Kleinhirnanteil noch regelmäßig frontal angeordnet. Dieser Bezirk ist Lobulus simplex genannt worden. Der übrige Teil des Hinterlappens ist, wie folgt, eingeteilt worden. Zwei seitliche Sulci paramediani grenzen einen mittleren Teil, Lobulus medianus posterior genannt, von den seitlichen Anteilen, den Lobuli laterales posteriores, ab. Der kranial gelegene Teil der zuletzt genannten Lappen bildet auf beiden Seiten eine medialwärts offene Schlinge, genannt Lobulus ansiformis bzw. ansatus. Der Sulcus intercruralis trennt diesen in das kranialwärts gelegene Crus primum und das kaudal anschließende Crus secundum. Das letztere setzt sich am Sulcus paramedianus in den Lobulus paramedianus fort. Dieses Läppchen verläuft dem Lobulus medianus posterior parallel und ist von ihm durch den Sulcus paramedianus abgegrenzt. An den Lobulus paramedianus schließt sich die Formatio vermicularis an. Sie entspricht dem früher Flokkulus genannten Anteil des Kleinhirnes.

Abb. 34[1]) gibt ein Schema über die Vertretung bestimmter Muskelgruppen in der Kleinhirnrinde wieder. Die mehrfach angeführten Fragezeichen belegen, daß noch in mancher Hinsicht Unsicherheiten zu verzeichnen sind. Alles in allem darf trotz der vorhandenen Lücken zum Ausdruck gebracht werden, daß von bestimmten Anteilen des Kleinhirnes aus Beziehungen zu Muskelgruppen unterhalten werden, die als Synergisten und Antagonisten in ihrer Tätigkeit verbunden sind. Wir haben nun bereits hervorgehoben, daß das Kleinhirn Beziehungen zur Großhirnrinde hat, und ferner bei der Betätigung von Muskeln vom ersten Augenblick an Erregungen zentralwärts laufen — propriozeptive Reize. Gewiß wird von allem Anfang an das Kleinhirn mit den übrigen extrapyramidalen Systemen in den Kreis jener Vorgänge einbezogen, welche die Tätigkeit der einzelnen an einer bestimmten Bewegung beteiligten Muskeln in feinster Weise regeln. Es muß von diesen Gesichtspunkten aus auf das Vorhandensein von ganz bestimmten, durch Kerngebiete, d. h. Nervenzellen, und ihre zugehörigen Bahnen gesicherten Beziehungen zu bestimmten Muskelgruppen geschlossen werden, es bliebe sonst unverständlich, wieso es kommt, daß der Einfluß des Kleinhirns sich bei bestimmten Bewegungen auf die in Frage kommenden Muskelgebiete beschränkt, es sei denn, es werde angenommen, daß Impulse, die von bestimmten Anteilen des Zentralnervensystems ausgehen, unter anderem auch die Aufgabe erfüllen, bestimmte Ganglienzellen, in unserem Falle die motorischen Kerngebiete des Rückenmarkes nebst den zugehörigen Bahnen für Erregungen, die von anderen Stellen ausgehen, empfänglicher zu machen. Es würde dann ein z. B. vom Kleinhirn allen Muskelkerngebieten des Rückenmarkes zugehender Erregungsvorgang nur in jenen Erfolge zeitigen, die von bestimmten Anteilen des motorischen Großhirnrindengebietes aus bereits beeinflußt sind. In der Tat hat man

[1]) Entnommen: *J. G. Dusser de Barenne:* Handbuch der Neurologie des Ohres l. c. 591.

von Bahnungen gesprochen. Wir haben bereits mehrere Beispiele von Beeinflussungen von Reizaufnahmestellen (z. B. in der Retina)[1]) von zentralen Stellen aus kennengelernt. Es sei ferner an Beobachtungen der folgenden Art erinnert (vgl. hierzu S. 41). Unterschwellige Reize, im Gebiete der hinteren Zentralwindung angebracht, bewirken, daß an und für sich ebenfalls unwirksame Reize bei ihrer Ausübung im Gebiete der motorischen Großhirnrindenfelder Erfolge zeitigen. Ferner sind Einflüsse auf die Erregbarkeit der zuletzt erwähnten Zone von der Kleinhirnrinde aus

Abb. 34.



Lokalisationsschema vom Kleinhirn des Hundes:

Abschnitt des Kleinhirns (Nomenklatur nach *Bolk*):	Lokalisation:
Lobus anterior	Muskeln vom Kopf, Hals (?) und Rumpf (?)
Lobulus simplex	Halsmuskeln
Sublobulus *C* lobuli mediani posterioris	Muskeln des hinteren Rumpfabschnittes und der Extremitätenwurzeln
Sublobulus *a* und *b* lobuli mediani posterioris	Muskeln des hinteren Rumpfabschnittes und der Extremitätenwurzeln
Lateraler Abschnitt des Crus I lobi ansiformis	Muskeln der vorderen Extremität (Passivität nach außen)
Medialer Abschnitt des Crus I lobi ansiformis	Muskeln der vorderen Extremität (Passivität nach innen)
Crus II lobi ansiformis	Muskeln der hinteren Extremität
Lobulus paramedianus	Muskeln des hinteren Rumpfabschnittes (?) und der hinteren Extremität (?)
Formatio vermicularis	Muskeln vom Kopf (?), Rumpf (?) und der hinteren Extremität (?)

beobachtet[2]). Wir können uns ganz gut vorstellen, daß die mit einer Erregung einhergehende Zustandsänderung Bedingungen schafft, unter denen ein weiterer Erregungsvorgang in mannigfacher Weise beeinflußt wird, unter anderem auch in dem Sinne, daß bei einer Erregungszuleitung bis dahin unbeeinflußte Ganglienzellen für ihre Weiterleitung versperrt sind, während jene Zellen, die sich bereits in einem nach Qualität und Quantität in bestimmter Weise eingestellten

[1]) Vgl. hierzu Physiologie III, Vorlesung 7. — [2]) *G. Rossi*: Arch. di fisiol. **10**. 389 (1912).

Zustand der Erregung befinden, den neuen Erregungszufluß aufnehmen. Wir müssen uns bei allen diesen Vorgängen vorstellen, daß ein gewisser Zustand, den man am besten Ausgangszustand nennt, angestrebt wird, sobald ein aus bestimmter Ursache entstandener Erregungsablauf verklungen ist. Die Raschheit, mit der sich die ungezählten Selbstregulationen im gesamten Nervensystem vollziehen, ist eine der wichtigsten Vorbedingungen für die glatte Abwicklung der zahlreichen Einzelfunktionen. Immer wieder machen sich ausgleichende Vorgänge geltend. Es werden Gleichgewichte gestört und wiederhergestellt und so fort.

Für die Entwicklung bestimmter Vorstellungen über Möglichkeiten von Geschehnissen innerhalb des Organismus müssen die tatsächlichen Befunde führend bleiben. Der Umstand, daß nach Wegnahme eng umgrenzter Kleinhirnanteile bestimmte Ausfallserscheinungen in Gestalt der Beeinflussung bestimmter Bewegungsvorgänge in Erscheinung treten, stützt die Vorstellung, wonach die gesamte Körpermuskulatur im Cerebellum, nach Synergisten und Antagonisten gruppiert, eine Vertretung hat. Damit ist schon gesagt, daß bestimmte, von Kleinhirnanteilen ausgehende Nervenbahnen in Beziehung zu bestimmten Anteilen der Muskelkerngebiete des Rückenmarkes stehen. Da nun von der Kleinhirnrinde zunächst einmal die *Purkinje*schen Zellen betätigt werden und von diesen aus Beziehungen zu im Kleinhirn enthaltenen Kerngebieten vorhanden sind, und dann weiterhin Bahnen zu Ganglienzellen des roten Kernes verlaufen, so müssen wir uns mit dem Gedanken vertraut machen, daß in Analogie mit z. B. den Verbindungen zwischen bestimmten Netzhautstellen und Nervenzellen des Corpus geniculatum externum und der Area striata unter allen jenen Teilen des Systems: Kleinhirn — Nucleus ruber — motorische Kerngebiete des Rückenmarks — wohlgeordnete Beziehung vorhanden sind. Auch beim Kleinhirn haben wir nicht die Möglichkeit der Auslösung der Betätigung des einen oder anderen Muskels, vielmehr kommen auch hier, wie vom motorischen Großhirnrindengebiet aus, nur Zusammenfassungen von in engster Beziehung zueinander stehenden Muskeln in Frage, als deren Ergebnis wir bestimmte Bewegungsvorgänge vor uns sehen.

Aus der großen Fülle von Beobachtungen auf dem Gebiete der Exstirpationen von Kleinhirnrindenanteilen seien einige angeführt[1]). Wird beim Hunde der laterale Teil des Crus I lobi ansiformis zerstört, dann führt die gleichseitige vordere Extremität schleudernde Bewegungen aus. Ferner läßt sie sich in abnormer Stellung weit nach außen und hinten beugen, ohne daß diese korrigiert wird. Kommt es zur Ausschaltung des medialen Abschnittes des Crus I, dann ist die gleichseitige Vorderextremität abnorm weit nach innen und hinten verstellbar. Vollständige Zerstörung des Lobus anterior hat Schlaffheit des Unterkiefers, ausgesprochene Kehlkopfstörung (ungenügender Schluß der Stimmbänder u. s. w. zur Folge. Beim Stehen und Laufen wird der hintere

[1]) *Rothmann*: Berliner klin. Woch. **50**. 336 (1913); Monatsschr. f. Psychiatr. u. Neurol. **34**. 399 (1913). — *André-Thomas* u. *A. Durupt*: Localisation cérébelleuse. Vigot frères, Paris 1914.

Rückenabschnitt eigenartig gekrümmt. Die Krümmung des Rückens wird mit steifen, etwas ataktischen Hinterbeinen durchgeführt. Wird der Lobulus medianus posterior ausgeschaltet, dann findet sich neben geringfügigen Störungen in der Kopfinnervation eine starke Rumpfmuskelstörung. Der hintere Rumpfabschnitt erscheint stark geschwächt und ataktisch. Das Tier bewegt sich schleichend vorwärts. Diese Erscheinungen gehen bald zurück. Wird der Lobulus simplex zerstört, dann tritt als Folgeerscheinung ein schnellschlägiger Kopftremor hervor. *Rothmann* schließt aus seinen zahlreichen Exstirpationsversuchen im Gebiete des Kleinhirnes, daß besondere Zentren für Abduktion, Adduktion, Heben und Senken der vorderen Extremitäten im Kleinhirn vorhanden seien. Diese Annahme erklärt die Möglichkeit, der genannten Extremität, wie schon erwähnt, je nach dem Ort der stattgehabten Exstirpation von Kleinhirnrindenanteilen abnorme Stellungen zu erteilen, ohne daß eine entsprechende Korrektur vorgenommen wird. Es liegt in diesen Fällen offenbar eine Störung in der Zusammenarbeit der Agonisten und Antagonisten vor. Man hat von einer Anisosthenie gesprochen.

Wir haben bisher im wesentlichen von Erfahrungen berichtet, die an Hand von Tierversuchen[1]) gewonnen worden sind. Es interessiert uns nun in hohem Grade, zu erfahren, ob beim Menschen Erscheinungen bekannt sind, die sich in Beziehung zu Störungen im Gebiete des Kleinhirnes bringen lassen. Es ist dies in der Tat der Fall. Wir kennen eine Form der Ataxie, die auf ein Versagen von Kleinhirnfunktionen zurückzuführen ist. Man hat kurzerhand von einer Kleinhirnataxie gesprochen. Mit dieser Feststellung haben wir bereits zum Ausdruck gebracht, daß das Kleinhirn auch bei uns im Dienste der Regulation von Bewegungsvorgängen steht. Es ist die Assoziation der Bewegungen gestört und die räumliche und zeitliche Synergie der Muskelgruppen gelockert (Asynergie)[2]). Es zeigt sich das z. B. daran, daß dann, wenn das Bein einen Schritt vorwärts ausführt, der Rumpf nicht in entsprechendem Maße folgt, vielmehr bleibt er zurück (vgl. Abb. 35, S. 92). Beim Sichaufrichten aus der Rückenlage hebt der Kleinhirnkranke den Rumpf wenig, dagegen die Beine (vgl. Abb. 36[3]) und 37[3]), S. 92). Personen mit Veränderungen im Kleinhirn — selbstverständlich macht nicht jede Ausschaltung von Kleinhirnanteilen die gleichen Erscheinungen! — zeigen beim Gehen ein mehr oder weniger stark ausgesprochenes Schwanken. Sind die Störungen stärkeren Grades, dann ist nur breitbeiniges Stehen möglich. Dabei werden fortgesetzt wippende

---

[1]) Vgl. u. a. auch *J. ten Cate:* Arch. néerl. de physiol. **10**. 24 (1925); **11**. 223 (1926). Bei der Taube fand *ten Cate* eine funktionelle Lokalisation nur nach den Bewegungsfallrichtungen, d. h. es wird vom Kleinhirn aus der Körper im Gleichgewicht gehalten („balanciert"). Es fehlt die feinere Lokalisation für einzelne Muskelgruppen. Das Kleinhirn der Vögel entspricht dem Paläocerebellum der Säugetiere. Erst im Neocerebellum, das bei den letzteren zu dem ersteren hinzukommt, finden sich speziellere Zentren für bestimmte Muskelgebiete. Vgl. Abstracts of communic. to the XIIth internat physiol. congress, Stockholm. 33. 1926. — [2]) Vgl. *J. Babinski*: Revue neurol. **7**. 784, 806 (1899). — [3]) Entnommen: *J. G. Dusser de Barenne*: Im Handbuch d. Neurol. d. Ohres. l. c. 647.

Bewegungen durch abwechselnde Kontraktionen der Fuß- und Zehenstrecker und -beuger ausgeführt. Der Gang gleicht bei solchen Patienten dem eines Betrunkenen. Es zeigen nicht nur die unteren Extremitäten Bewegungsstörungen, sondern auch die oberen. Die Mitbewegungen der Arme sind z. B. beim Gehen zu gering oder auch vergrößert. Die über das gewöhnliche Maß weit hinausschießenden aktiven Bewegungen — man hat von einer Dysmetrie gesprochen — erinnern an das S. 75 ff. geschilderte Verhalten von Tieren, denen Kleinhirnanteile fortgenommen worden sind. Auffallend ist ferner, daß Personen, die Kleinhirnerkrankungen aufweisen, oft außerstande sind, gleichsinnige Bewegungen rasch hintereinander auszuführen (Adiadocokinese[1]) διαδοχή = Aufeinanderfolge). So tritt z. B. ein Versagen ein, wenn rasch hintereinander Pronationen und Supinationen des Vorderarmes durchgeführt werden sollen. Es ist diese Erscheinung auf den Fortfall der von uns wiederholt erwähnten, von propriozeptiven Reizen aus ausgelösten Beeinflussung des Antagonisten zurückgeführt worden. Nun wissen wir jedoch, daß dieser Reflexvorgang auch dann noch zustande kommen kann, wenn das Rückenmark vom übrigen Zentralnervensystem ganz abgetrennt ist. Es müssen somit die Verhältnisse komplizierter liegen, handelt es sich doch bei der abwechselnden

Abb. 35.

Zerebellare Asynergie beim Gehen (nach *Babinski*).

Abb. 36.

Synergie des Normalen beim Aufrichten aus der Rückenlage (nach *Babinski*).

Abb. 37.

Zerebellare Asynergie beim Aufrichten aus der Rückenlage (nach *Babinski*).

Durchführung von Gegenbewegungen um die fortwährende Umschaltung von Impulsen. Agonist und Antagonist wechseln beständig ihre gegenseitige Funktion. Es ist sehr wohl möglich, daß bei der erforderlichen raschen Umschaltung von Impulsen, die den für eine bestimmte Bewegung notwendigen Funktionszustand gewährleisten, Reflexbahnen und -zentren eingreifen, die in höheren Anteilen des Zentralnerven-

[1]) *J. Babinski*: Revue neurol. **10**. 1013 (1902).

systems gelegen sind. Häufig wird bei Kleinhirnerkrankungen Zittern und auch Nystagmus beobachtet. Es ist fraglich geworden, ob man den letzteren in Beziehung zu Veränderungen im Kleinhirn bringen darf, weil Fälle bekannt geworden sind, bei denen trotz ausgedehnteren Zerstörungen von Kleinhirngebieten kein Nystagmus vorhanden war[1]). Entweder ist sein Auftreten auf ein Übergreifen der Schädigung auf dem Kleinhirn benachbarte Gebiete zurückzuführen, oder es ist vom Ort der Störung im genannten Gehirnteil abhängig[2]). Weitere Symptome von Kleinhirnerkrankungen sind Erscheinungen des Schwindels (Gefühl der Gleichgewichtsstörung oder Störung der Orientierung im Raum) und Zwangshaltungen und Zwangsbewegungen. Bei akuten, ausgedehnten Kleinhirnzerstörungen sind Rollbewegungen beobachtet worden. Dabei wurde auch eine Herabsetzung des Muskeltonus beobachtet, während im übrigen wesentliche Tonusbeeinflussungen nicht zu den im Anschluß an Kleinhirnveränderungen auftretenden Erscheinungen gehören. Ebenso fehlen Sensibilitätsstörungen. Wir erkennen aus dieser ganzen Darstellung[3]) die gute Übereinstimmung zwischen den Beobachtungen an Menschen mit Störungen im Kleinhirngebiete und den an Tieren, deren Cerebellum ganz oder teilweise zur Entfernung kam, erhobenen Befunden. Darüber hinaus liegen nun noch weitere Feststellungen an Menschen vor, die unser Interesse in besonders hohem Maße fesseln. Es sind nämlich nach Kleinhirnveränderungen wiederholt Sprachstörungen beobachtet worden[4]). Es ist aus diesem Befunde geschlossen worden, daß dem Kleinhirn eine Bedeutung bei der geregelten Zusammenarbeit der bei der Artikulation tätigen Muskeln zukommt[5]).

Überblicken wir die geschilderten Symptome, die im Gefolge von Veränderungen im Cerebellum auftreten, denen übrigens vielfach Erscheinungen zugesellt sind, die Störungen in der Funktion von Nachbargebieten (im Brückengebiet, verlängerten Mark) entsprechen, dann ergibt sich ohne weiteres die große Ähnlichkeit mancher davon mit solchen, die nach Ausschaltung des Labyrinthes auftreten. Es sei an die Ataxie, an die Erscheinungen des Schwindels erinnert. Bei genauer Analyse jedes einzelnen Symptoms lassen sich jedoch mancherlei Besonderheiten ausfindig machen, die für Kleinhirnerkrankungen charakteristisch sind. Als man noch nicht erkannt hatte, daß nach Kleinhirnexstirpation

[1]) Vgl. u. a. *Grey*: Americ. med. associat. Nr. 16 (1915). — [2]) Vgl. hierzu *J. G. Dusser de Barenne*: Im Handbuch d. Neurol. d. Ohres. l. c. 652, 653. — [3]) Vgl. weitere Beobachtungen bei *Otto Maas:* Neurol. Zbl. **32**. 405 (1913). — *Kurt Goldstein:* Neurol. Zbl. **32**. 1082 (1913). — *Kurt Loewenthal:* Ebenda. **37**. 626 (1915). — *R. Julius Friedländer:* Ebenda. **34**. 813 (1915). — *Paul Schilder:* Wiener klin. Woch. **32**. 339 (1919); Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **47**. 356 (1919). — *Ake Barkman:* Acta medica scandin. **54**. 213 (1921). — *G. Svederbergh:* Ebenda. **54**. 164 (1921). — *A. Serger:* Acta oto-laryngol. **4**. 482 (1922). — *G. Holmes:* Lancet. **202**. 1177. 1231 (1922); **203**. 59. 111 (1922). — [4]) Vgl. hierzu auch Physiologie III, S. 430. — [5]) *Jelgersma*: De functie der kleine hersenen. Scheltema u. Holkema, Amsterdam 1920. — *M. Bonhoeffer*: Monatschr. f. Psych. u. Neurol. **24**. 379 (1908). — *Liebscher*: Wiener med. Wochenschr. Nr. 8 (1910). — *Hans Hänel* u. *M. Bielschowsky*: J. f. Psych. u. Neurol. **21**. Ergänzungsheft 2. 385 (1915). — *B. Brouwer*: Neurol. Zbl. Nr. 21 (1919). — *H. W. Stenwers*: Diss. Utrecht 1920. — *Noica:* C. r. de la soc. de biol. **85**. 550 (1921). — Vgl. auch *H. Klien:* Monatsschr. f. Psychiatr. u. Neurol. **43**. 79 (1918); **45**. 1. (1919).

noch sämtliche Labyrinthreflexe vorhanden sind, identifizierte man vielfach die nach Ausfall der Labyrinthsinnesorgane und des Kleinhirns — insbesondere seiner Kerngebiete — auftretenden Erscheinungen. Der Umstand, daß der N. vestibularis zu Zentren des Kleinhirns in Beziehung tritt, stützte diese Annahme. Wir dürfen nun aus dem Umstande, daß sich im Tierversuch nach Ausschaltung des gesamten Kleinhirns mit Einschluß seiner Kerngebiete keine Ausfallserscheinungen im Gebiete jener Reflexe beobachten lassen, die von Labyrinthsinnesorganen aus zur Durchführung kommen, nicht ohne weiteres schließen, daß keine engeren Beziehungen zwischen den Funktionen der genannten Organisationen vorhanden sind. Unsere Methoden sind vielleicht nicht fein genug, um vorhandene feinere Störungen im Gebiete der Labyrinthreflexe aufzufinden. Es spielt vielleicht auch die Art der Beanspruchung des einzelnen Reflexvorganges eine bedeutsame Rolle. Dazu kommt, daß bei Wegfall der Mitwirkung des einen Systems Ausgleichsmöglichkeiten vorhanden sind. In diesem Zusammenhange wollen wir darauf hinweisen, daß auch beim Menschen der Ausfall des Kleinhirnes in sehr weitgehender Weise ausgeglichen werden kann. Man hat Personen mit angeborenem Kleinhirnmangel beobachtet, bei denen dieser während des Lebens sich nicht bemerkbar machte. In einem solchen Fall wurde eine ganz erhebliche Hypertrophie der Pyramidenbahn, der Schleife und der Hinterstrangkerne gefunden[1]).

Es sind ferner Beobachtungen an Menschen mitgeteilt, bei denen nach umfassenderen Abtragungen von Kleinhirnanteilen ein weitgehender Ausgleich vorhandener Störungen eintrat, und zwar insbesondere dann, wenn der Nucleus dentatus und damit auch die spino-zerebellaren Systeme in den unteren Kleinhirnschenkeln und ferner die zerebello-fugalen Leitungen im Bindearmsystem in Funktion blieben[2]). Die rasche Entwicklung von Ausgleichsreaktionen nach Entfernung von veränderten Kleinhirnanteilen dürfte damit zusammenhängen, daß solche bereits vor der Operation angebahnt waren, war doch schon zuvor jenes Kleinhirngebiet ganz oder teilweise in seinen Funktionen ausgeschaltet. Es läßt dieser Umstand es verständlich erscheinen, daß die Ausfallserscheinungen nach Verletzungen oder sonstigen akuten Zerstörungen von funktionstüchtigen Kleinhirnanteilen an und für sich zunächst bedeutendere sind und auch nicht so rasch abgeschwächt werden, wie, wenn in ihren Funktionen bereits seit einiger Zeit beeinträchtigte bzw. funktionslose Gebiete des Kleinhirns entfernt werden. Man wird ferner gerade bei Störungen im Kleinhirngebiete sich immer gegenwärtig zu halten haben, daß kein Fall einer Erkrankung und sonstigen Veränderung in seinen Folgeerscheinungen ohne weiteres mit einem anderen vergleichbar ist. Es kommt ganz und gar auf die betroffenen Gebiete an. Alles in allem hat ohne Zweifel die Ansicht viel für sich, daß bei uns das

---

[1]) *G. Anton* u. *Zingerle*: Festschrift für die Grazer Univ. 1901. — Vgl. auch *C.* u. *O. Vogt*: J. f. Psychol. u. Neurol. **28**. 36 (1922). — *G. Anton*: 12. Jahresvers. d. Ges. d. Nervenärzte. Halle 1922; Deutsche Z. f. Nervenh. **77**. 173 (1923). — [2]) *Fedor Krause* u. *Emil Heymann*: Lehrbuch der chirurg. Operationen. 2. Abt. 537. Urban & Schwarzenberg, Berlin u. Wien. 1914. — *H. Schloffer*: Med. Klinik. **21**. 1521 (1925). — *O. Pötzl*: Ebenda. **21**. 1524 (1925).

Kleinhirn in bezug auf motorische Leistungen keine so bedeutsame Rolle mehr spielt, wie es in der Tierreihe der Fall ist. Auch innerhalb dieser finden sich in dieser Hinsicht Unterschiede. Es scheint, daß das Cerebellum mit der Entwicklung der Großhirnhemisphären mehr und mehr von seiner Bewegungsvorgänge beherrschenden Stellung einbüßt. Es wäre jedoch verkehrt, aus dem Umstande, daß bei uns Kleinhirnanteile ohne größere Störungen in Wegfall kommen können, zu verneinen, daß diesem Gehirnteil mit seinem so außerordentlich komplizierten Bau und seinen so mannigfaltigen Beziehungen zu sensorischen, sensiblen und motorischen Gebieten des gesamten Zentralnervensystems auch bei uns eine große Bedeutung zukommt[1]). Mit dem Ausfall seiner Funktionen ist eine ganz wesentliche Sicherung zahlreichen Geschehens im Organismus und insbesondere auf dem Gebiete der Sensomotilität beseitigt. Versagt ein weiteres System, das ähnliche oder gleiche Aufgaben erfüllt, dann ist die eintretende Störung um so tiefer greifend und um so schwerer oder auch gar nicht mehr ausgleichbar. Ein Blick auf das S. 82 über die Beziehungen der motorischen Großhirnrindenzonen zum Kleinhirn Gesagte belegt das Dargelegte am besten.

Bei der Besprechung der Funktionen der Labyrinthsinnesorgane haben wir einer Beobachtung gedacht[2]), die auch für die Prüfung von Kleinhirnfunktionen bedeutsam geworden ist. Es ist dies der sog. Zeigeversuch von *Bárány*. Es sei daran erinnert, daß eine normale Person den Befehl, mit dem vorgestreckten Zeigefinger den vorgehaltenen Finger des Untersuchers in der Horizontalebene zu berühren und nunmehr den Arm nach unten oder oben und wieder zurück zum Finger des Untersuchers zu führen, auch bei geschlossenen Augen richtig durchführt. Bei Erkrankungen des Labyrinthes, des N. vestibularis und des Kleinhirns findet Vorbeizeigen statt. Während nun bei einseitiger Ausschaltung des Labyrinthes und des N. vestibularis die betreffenden Personen mit den Armen beider Körperhälften nach der erkrankten Seite vorbeizeigen, findet bei einseitiger Kleinhirnerkrankung das Vorbeizeigen nur mit der vorderen Extremität der gleichen Seite, auf der sich die Störung befindet, statt. *Bárány*[3]) stellt sich vor, daß im Kleinhirn Zentren für die Bewegungsrichtung nach rechts, links, oben und unten vorhanden seien. Sie sollen vom Vestibularisgebiet aus in gesetzmäßiger Weise erregt werden. Er hat für seine Anschauungen, die übrigens in der obenerwähnten Lokalisationslehre in vieler Hinsicht eine Stütze finden, wichtige experimentelle Befunde am Kleinhirn des Menschen erhoben. *Bárány* benützte die von uns bereits erwähnte Beobachtung von *W. Trendelenburg*, wonach Abkühlung von Anteilen des Nervensystems auf etwa 30° zu Ausfallserscheinungen führt. Es wurden zu den Versuchen nicht narkotisierte Menschen verwendet, deren Kleinhirn im Anschluß an eine

[1]) *Kurt Goldstein*: Klin. Wochenschr. **3**. 1 255 (1924). — [2]) Vgl. Physiologie III, Vorlesung 23. — [3]) *R. Bárány*: Wiener klin. Wochenschr. **25**. 2033 (1912); Deutsche med. Wochenschr. 637 (1913). — Vgl. weitere Literatur bei *W. Riese:* Zbl. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **26**. 305 (1921). — Vgl. ferner *G. Simonelli* u. *A. di Giorgio*: Riv. otoneuro-oftalm. **2**. 362 (1925). — *Max Heinrich Fischer* u. *Ernst Wodak*: Acta otolaryngologica **10**. 24 (1926). Hier findet sich eine gründliche Erörterung des Problems des Zeigeversuches unter Hinweis auf die einschlägige Literatur.

stattgehabte Trepanation, nur von Haut und Dura bedeckt, freilag. Es sei als Beispiel eines solchen Versuches der folgende angeführt. Es wurde mittels Chloräthylsprays die in Frage kommende Hautpartie abgekühlt. Die Versuchsperson zeigte nunmehr bei der Ausführung des oben geschilderten Zeigeversuches z. B. mit dem rechten Arm spontan nach außen vorbei. Erfolgte nunmehr eine Kaltspülung des linken Ohres, wobei Nystagmus nach rechts auftrat, dann blieb das zu erwartende Vorbeizeigen nach innen aus. Sobald sich die Abkühlung wieder behoben hatte, reagierte die Versuchsperson wieder, wie eine normale, d. h. es gelang ihr, spontan richtig zu zeigen; ferner erfolgte bei der Auslösung des kalorischen Nystagmus nach rechts Vorbeizeigen nach innen. Es ist zur Zeit nicht möglich, ein abschließendes Urteil über die *Bárány*schen Anschauungen der im Kleinhirn zusammengefaßten Bewegungsvorgänge zu geben. Hinweisen wollen wir nur noch, daß auch bei Veränderungen im Stirnhirn Vorbeizeigen beobachtet worden ist[1]). Besonders interessant ist in dieser Richtung die folgende Beobachtung[2]). Bei einem Mädchen, bei dem nach Wegnahme eines Sarkoms des Stirnbeines ein großer Teil der beiden Stirnhirnlappen ohne Knochenbedeckung war, konnte durch Abkühlung von der Haut aus gleichfalls eine vorübergehende Außerfunktionsetzung der genannten Gehirnteile vorgenommen werden. Wurde z. B. die Haut über dem rechten Stirnbein abgekühlt, dann zeigte das Mädchen nach außen vorbei. Wurde das linke Stirnhirn in seinen Funktionen lahmgelegt, dann war Vorbeizeigen nach innen vorhanden. Unwillkürlich denkt man beim Ausfall des erwähnten Versuches an die Verknüpfung von Stirnhirn und Kleinhirn durch die S. 50 erwähnte fronto-ponto-cerebellare Bahn. In dieser Hinsicht ist es auch von Interesse, daß bei Erkrankungen des Stirnhirnes eine Ataxie zur Beobachtung kommt, die der zerebellaren ähnlich ist.

Daß der Ausfall des sog. Zeigeversuches von vielerlei Momenten abhängig ist, zeigen zahlreiche Beobachtungen. So kann man ein Vorbeizeigen schon dadurch auslösen, daß man einer ganz normalen Person vor das eine offene Auge — das andere wird geschlossen gehalten — ein Prisma hält[3]). Auch energisches Seitwärtsblicken[4]) und auch Seitwärtsdrehen des Kopfes[5]) beeinflußt den Ausfall des Zeigeversuches.

Wir stoßen überall, wo wir hinblicken, auf ein vielgestaltiges Zusammenwirken einer ganzen Reihe von Systemen, die alle in Beziehung zu Bewegungsvorgängen, d. h. vor allem zu Muskelfunktionen,

---

[1]) Vgl. u. a. *J. Gerstmann*: Monatschr. f. Psych. u. Neurol. **40**. H. 6 (1916). — *A. Blohmcke* u. *F. Reichmann*: Arch. f. Ohrenkr. **101**. 80 (1918). — *O. Beck*: Monatschr. f. Ohrenkr. **50**. 315 (1916). — *Sittig*: Med. Klinik. Nr. 41 (1916). — *W. Albrecht*: Arch. f. Ohren-, Nasen- und Kehlkopfkr. **106**. 1 (1920). — *Harpe*: Z. f. Laryng.-Rhinol. und ihre Grenzgeb. **10**. 1 (1921). — *Seng*: Internat. Zbl. f. Ohrenheilkde. **19**. (1921). — Vgl. auch *G. Anton* u. *Zingerle*: Bau, Leistung und Erkrankung des menschlichen Stirnhirns. Graz 1902. — *Erich Feuchtwanger*: Die Funktionen des Stirnhirns. J. Springer, Berlin 1923. — [2]) *A. de Kleyn* u. *G. G. J. Rademaker*: Nederl. tijdsch. voor Geneesk. 2. Hälfte. 1045 (1919). — Vgl. auch *T. Szács* u. *T. v. Podmaniczky*: Neurol. Zbl. **36**. 878. (1917). — [3]) *H. W. Stenvers*. Inaug.-Diss. Utrecht 1920. — [4]) *J. Kiss:* Orvosi hetilap. Nr. 5 (1920). — [5]) *Reinhold*: Deutsche Z. f. Nervenh. **50**. 158 (1914). — *Bruno Fischer*: Wiener klin. Wochenschr. 1169 (1914); Jahrb. f. Psych. u. Neurol. **35**. (1915).

stehen. Die Möglichkeit der aktiven Aufnahme von Beziehungen zur Außenwelt durch Ortsveränderung ist für unser Dasein und das der Tiere überhaupt, sofern nicht auf andere Weise für ausreichende Ernährung gesorgt ist, von grundlegender Bedeutung. Darüber hinaus kommt noch die Erhaltung des Einzelindividuums in Gestalt seines Wachstums über sich selbst hinaus in Form seiner Fortpflanzung hinzu. Sinnesorgane und Muskelgebiete sind über zentrale Stellen auf das innigste miteinander verknüpft. Die ersteren vermitteln uns Kenntnisse über das Geschehen in der Außenwelt und veranlassen damit die Bildung von Erfahrungen. Die letzteren ermöglichen uns unter anderem bestimmte Beziehungen zu unserer Umwelt aufzunehmen und Ortsveränderungen mit einem bestimmten Ziel durchzuführen. Es sind Einrichtungen getroffen, die es uns möglich machen, ganz bestimmte Bewegungen durchzuführen. Wir sprechen von durch Willensimpulse eingeleiteten und geführten Bewegungen. Diese Bezeichnung ist insofern nicht ganz eindeutig, als jeder willkürliche Bewegungsvorgang mit zahlreichem Geschehen verknüpft ist, für das der Willensimpuls nur die Auslösung bedeutet, d. h. es schließen sich sofort in großer Zahl Vorgänge an, die wir bereits S. 13 ff. erwähnt haben, und die in den Kreis der Reflexvorgänge einzureihen sind. An Hand einer bestimmten Bewegungsvorstellung kommt es zu deren Auslösung, d. h. es werden die in Frage kommenden Synergisten und Antagonisten entsprechend innerviert. Es wird stets mit jedem einzelnen Bewegungsvorgang eine ganze Reihe von Systemen in Tätigkeit versetzt. Kortikospinale und subkortiko-spinale Organisationen treten in fein abgestuftem Zusammenspiel in Funktion. Es bedeutet diese ganze Organisation eine Entlastung aller jener Anteile des Zentralnervensystems, die bei Handlungen mitwirken, bei denen die volle Aufmerksamkeit erforderlich ist, d. h. bei denen Empfindungszentren und motorische Gebiete in ihrer Tätigkeit unmittelbar miteinander verknüpft sind. Es werden diese Gebiete immer wieder für andere Aufgaben frei, indem in vollendeter Weise die Sensomotilität mit allen ihren Auswirkungen die weitere Durchführung der in Ausführung begriffenen Bewegungen leitet. Mit vollster Aufmerksamkeit folgt das dahinstürmende Tier seinem Opfer. Hindernisse werden von ihm überwunden, ohne daß ihm die erforderlichen Bewegungsvorgänge zum Bewußtsein kommen. Es stürzt, überschlägt sich und richtet sich im gleichen Augenblicke wieder auf. Wir durchschreiten das Straßengewühl in tiefes Nachdenken versunken und weichen Hindernissen aus, ohne daß durch sie unsere volle Aufmerksamkeit geweckt wird. Führen wir dagegen irgendeine Bewegung aus, die unsere volle Aufmerksamkeit erfordert, z. B. das Drehen eines Rades in einem bestimmten Rhythmus, dann wird jede Ablenkung derselben sofort eine Störung des Bewegungsvorganges zur Folge haben, sofern die ausgeführte Bewegung nicht durch Übung bereits „verankert" ist. Die weitgehende „Übertragung" von Muskelinnervationen auf Systeme des Zentralnervensystems, die keine unmittelbare Überwachung von seiten unseres Bewußtseins erfordern, ermöglicht die Erfüllung weiterer Aufgaben durch Großhirnrindengebiete. Die hohe Bedeutung subkortikal geleiteter Bewegungsvorgänge wird uns eindringlich klar, wenn wir Personen beobachten, bei denen die in Frage kommenden Systeme ihre

Funktionen nicht erfüllen. Der an Tabes Leidende geht unter voller Anspannung seiner Aufmerksamkeit. Er läßt den Blick nicht von seinen Füßen. Wird er abgelenkt — spricht man ihn z. B. an —, dann bleibt er stehen. Er unterhält sich nicht gerne im Gehen!

Wir stoßen bei der Erörterung dieses ganzen Gebietes, wobei immer auch an die Erwerbung des aufrechten Ganges zu denken ist, der ganz besonders große Anforderungen an Statik und Dynamik stellt, und darüber hinaus die vorderen Extremitäten zu anderweitiger, mannigfaltiger Verwendung freigegeben hat, auf Probleme von grundlegender, noch dicht umschleierter Gebiete. Was ist Bewußtsein?! Wir können diese Frage nicht zufriedenstellend beantworten. Wir kommen auf sie später noch einmal zurück. Was bedeuten die Beziehungen des Thalamus und des Kleinhirns zu kortikalen sensorischen Zentren? Ohne jeden Zweifel wirken sich Geschehnisse in der Großhirnrinde, die von den mit ihr verbundenen Sinnesorganen ausgelöst sind, in jenen Anteilen und darüber hinaus in allen übrigen mit ihnen verknüpften Gebieten des Zentralnervensystems aus. Umgekehrt erhalten Thalamus und Kleinhirn von mannigfachen Stellen her Nachrichten, die über Geschehnisse unterrichten, die sich im Innern des Organismus vollziehen. Sie werden weitergeleitet und können ihrerseits Anteil an der Ausbildung von Bewußtseinsinhalt nehmen. Dazu kommt dann noch das sympathische und parasympathische System, das gleichfalls Beziehungen zur Großhirnrinde und sicherlich auch in irgendeiner Form zu den übrigen der genannten Anteile des Zentralnervensystems hat. Es erfolgt ohne jeden Zweifel auch von der Großhirnrinde aus die Vermittlung von Vorgängen, die den Reflexvorgängen an die Seite zu stellen sind, d. h. es vollziehen sich unausgesetzt mannigfaltige Prozesse, an denen weder Empfindungsvorgänge — wir behalten diese Bezeichnung für in den Kreis unseres Bewußtseins eintretende Vorgänge vor —, noch willkürlich ausgelöste Bewegungsvorgänge beteiligt sind. Es wirkt sich Bewußtseinsinhalt über die genannten Systeme mittels Beziehungen aus, die in mannigfacher Weise bestimmte davon untereinander in Verbindung setzen. Bleiben wir auf dem Boden dessen, was wir wissen, dann müssen wir offen gestehen, daß wir außerstande sind, eine scharfe Grenze zwischen bewußtem und unbewußtem Geschehen in unserem Organismus zu ziehen. Es sind bewußte und unbewußte Vorgänge so eng miteinander verknüpft und so sehr voneinander abhängig, daß ihre Auseinanderlösung nur Sache einer bestimmten Definition sein kann, wobei wir uns bewußt bleiben, daß eine solche den wirklichen Verhältnissen unter allen Umständen Gewalt antut. Wir wollen schließlich noch hervorheben, daß dem Kleinhirn auch Funktionen im Gebiete des Psychischen zuerteilt worden sind.

Obwohl unzweifelhaft die extrapyramidalen Systeme nicht nur über den roten Haubenkern mittels des Tractus rubro-spinalis Beziehungen zu motorischen Kernsäulen des Rückenmarkes knüpfen, dürfte dieser doch neben der kortiko-spinalen Bahn die wesentlichste motorische Bahn darstellen. Wir haben der Bedeutung des roten Kernes bereits gedacht[1]) und festgestellt, daß ihm

[1]) Vgl. Physiologie III, Vorlesung 24.

insbesondere bei der Einstellung des Tonus in den verschiedenen Muskelgebieten eine zentrale Stellung zukommt[1]). Es ist dies aus dem Befunde erschlossen worden, daß die normale Tonusverteilung auch dann erhalten bleibt, wenn das ganze Großhirn mit den Corpora striata, den Thalami optici und den oral von den roten Kernen befindlichen Kerngebieten des Mittelhirnes nebst den Corpora quadrigemina entfernt ist. Werden dagegen bei sonst unversehrtem Zentralnervensystem die roten Kerne zerstört[2]), oder wird die anschließende *Forel*sche Kreuzung durchtrennt bzw. die rubro-spinale Bahn an einer anderen Stelle unterbrochen, dann hört die normale Tonusregulierung — nach Versuchen an Katzen und Kaninchen — auf. Es überwiegt dann der Tonus der Strecker. Wir kommen auf die Bedeutung, das Wesen und die Regulierung des Muskeltonus von anderen Gesichtspunkten aus noch zurück, hier sei nur ganz im allgemeinen der Einfluß des roten Kernes auf den Skelettmuskeltonus hervorgehoben. Er ist ferner unentbehrlich für die Durchführung der Labyrinth- und Körperstellreflexe[3]).

Es ist nun von größtem Interesse, daß Beobachtungen an Menschen vorliegen, bei denen aus verschiedener Ursache das Nucleus-ruber-Gebiet zerstört war. Die sich dabei einstellenden Erscheinungen zeigen eine große Übereinstimmung mit jenen, die wir bei Tieren nach Zerstörung der roten Kerne auftreten sehen[4]). Störungen des Muskeltonus und der Stellfunktionen beherrschen das Krankheitsbild. Es findet sich eine starke Hypertonie und ferner völlige Unfähigkeit, sich aufzurichten. Die Muskelkraft ist erhalten. Ferner besteht die Möglichkeit der Ausführung willkürlicher Bewegungen, sind doch die kortikospinalen Systeme in Ordnung. Wir dürfen nach allen vorliegenden Beobachtungen dem roten Kerngebiet auch beim Menschen eine hervorragende Stellung einräumen. Seine Funktion ist maßgebend für die normale Körperhaltung und insbesondere für die Regelung des aufrechten Stehens und Gehens[5]).

---

[1]) Vgl. hierzu *G. G. J. Rademaker*: Die Bedeutung der roten Kerne und des übrigen Mittelhirns für Muskeltonus, Körperstellung und Labyrinthreflexe (übersetzt von *E. Le Blanc*). J. Springer, Berlin 1926. — Vgl. auch *K. Kuré, T. Shinosaki: T. Nagano* u. *T. Imagawa:* Z. f. d. ges. exper. Medizin. **45**. 296 (1925). — [2]) Reizung des Nucleus ruber bzw. des vorderen Kleinhirnschenkels bedingt tonische Kontraktion. Vgl. *Ken Kuré, T. Shinosaki, U. Fujita, Y. Hata* u. *T. Nagano:* Z. f. d. ges. experim. Med. **38**. 302 (1923). — [3]) Vgl. Physiologie III, Vorlesung 24. — [4]) Vgl. u. a. *Mendel*: Berliner klin. Wochenschr. 469 (1885). — *A. Wallenberg*: Arch. f. Psych. u. Nervenkr. **19**. 297 (1888). — *R. Kolisch*: Deutsche Z. f. Nervenhk. **4**. 14 (1893). — *J. E. Greiwe*: Neurol. Zbl. 130 (1894). — *L. d' Astros.* u. *E. Hawthorn*: Rev. neurol. **10**. 377 (1902). — *Raymond* u. *M. Raymond Cestan*: Rev. neurol. **10**. 463 (1902); Arch. de neurol. **14**. 81 (1902) — *H. v. Halban* u. *M. Infeld*: Arbeiten aus dem neurol. Inst. an der Univ. Wien. **9**. 329 (1902). — *Gordon Holmes*: Brain. **27**. 327 (1904). —[5]) *C. v. Monakow*: Der rote Kern, die Haube und die Regio hypothalamica bei einigen Säugetieren und beim Menschen. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1910. — *K. Kleist*: Arch. f. Psychiatr. und Neurol. **59**. 790 (1918). — *M. P. Marie* und *Georges Guillain*: Nouvelle iconographie de le salpétrière 78. (1903). — *M. Infeld*:

Wir haben es mit voller Absicht vermieden, die Befunde, die in Beziehung zu extrapyramidalen Systemen stehen, in der Form zur Darstellung zu bringen, die für denjenigen, der sich einen raschen Einblick in alles Geschehen, das mit statischen und dynamischen Vorgängen im Organismus verknüpft ist, die willkommenste ist, nämlich eine zusammenhängende Schilderung aller Funktionen, die in Frage kommen, unter gleichzeitiger Erwähnung der zugehörigen Zentren und Bahnen. Wir würden damit mehr aussagen, als das, was wir an Hand eindeutiger Versuche und Beobachtungen zur Zeit als gesicherten Bestand unseres Wissens bezeichnen können. Es steht fest, daß neben den kortiko-spinalen Bahnen extrapyramidale Systeme in mannigfacher Weise beim Stehen und bei Bewegungen eingreifen. Einerseits wird jener Komplex von Vorgängen beeinflußt, den wir noch für sich zu betrachten haben und der die Bezeichnung Tonus erhalten hat. Andererseits kommen fein abgestufte Einflüsse beim Kontraktionsvorgang der Muskeln in Betracht. Das genau aufeinander eingespielte Zusammenarbeiten von Synergisten und Antagonisten wird überwacht und geleitet. Auf dem Wege über Reflexvorgänge werden Bewegungen und Körperhaltungen reguliert. Nach Ablauf einer bestimmten Stellungseinnahme des Kopfes, der Augen, des Rumpfes u. s. w. erfolgt die Zurückführung in die Ausgangslage. Bei allen diesen Einwirkungen dürfen wir keinen Augenblick außer acht lassen, daß zu ihrer Einleitung und Unterhaltung die Zufuhr von Erregungen erforderlich ist. Es entsteht vor unseren Augen der so komplizierte Bau aller jener Einrichtungen, die im Dienste einer Reflexvermittlung stehen. Wir folgen dem N. vestibularis von seinem Sinnesgebiet im Labyrinth aus und erkennen seine Beziehungen zu wichtigen Kerngebieten: *Deiters*scher Kern, *Bechterew*scher Kern, Wurmgebiet. Wir erinnern uns der Beziehungen des zuerst genannten Kernes zum hinteren Längsbündel und dessen Verknüpfung mit wichtigen Kerngebieten — Augenmuskelkernen![1]) Ferner wissen wir, daß vom *Deiters*schen Kern ein Nervenbündel, Tractus-vestibulo-spinalis, zum Rückenmark zieht. Mit diesen Feststellungen sind die vorhandenen Beziehungen bei weitem nicht erschöpft, verlangen doch alle oben erwähnten Befunde über die Bedeutung des roten Kernes für die Durchführung der Labyrinthreflexe, daß vom Nervus vestibularis aus Beziehungen zu jenem Kerngebiet bestehen[2]). Sie sind noch nicht klar-

---

Neur. Zbl. **27**. 494 (1908). — *H. Claude*: Rev. neurol. **23**. 311 (1912). — *A. v. Sarbó*: Klin. Woch. **1**. 1597 (1922); **4**. 168 (1925). — *Chiray, Foix* u. *Nicolesco*: Rev. neurol. 304 (1923). — Vgl. zum ganzen Problem: *G. G. J. Rademaker*: l. c. 245 ff. Hier finden sich weitere Literaturangaben. — [1]) Vgl. Physiologie III, 266. — [2]) Der N. vestibularis besteht aus drei verschiedenen Grundarten von Fasern. Die Fasern der einen Gruppe teilen sich kurz nach ihrem Eintritt in die Medulla oblongata gabelförmig in einen auf- und einen absteigenden Ast. Der erste reicht bis in den *Bechterew*schen Kern empor. Er löst sich in viele Endverzweigungen auf (vgl. hierzu *R. y Cajal:* Histologie du système nerveux. **1**. Maloine, Paris 1909). Eine zweite Fasergruppe begibt sich neben dem Corpus restiforme nach unten und verästelt sich im absteigenden Vestibulariskern und im Nucleus triangularis. Von einer dritten Fasergruppe geht kurz nach der gabelförmigen Teilung ein mächtiger Zweig nach der Substantia reticularis grisea, und zwar zu einem besonderen Kern, der zwischen der austretenden Wurzel des N. facialis und der absteigenden Wurzel des N. trigeminus gelegen ist. Vgl. hierzu *R. Lorente de Nó:* Skand. Arch. f. Physiol. **49**. 251 (1926).

gelegt. Auf der anderen Seite denken wir an die Kleinhirnseitenstrangbahnen und erinnern uns der so wichtigen Einflüsse von im Muskelsystem zur Auslösung kommender Erregungen für die Tonus- und Kontraktionszustände der gerade in Tätigkeit befindlichen Muskeln. Schließlich gilt es noch, die vom Großhirn ausgehenden Einflüsse einzuordnen. Wir stoßen dabei auf die zentrale Bedeutung des Thalamus als Umschalt- und Vermittlerstelle für Geschehnisse, die von der Großhirnrinde ausgehen und auf Vorgänge in extrapyramidalen Systemen einwirken. Es führen aber auch, wie wir mehrfach betont haben, von allerhand subkortikalen Kerngebieten aus Bahnen zum Großhirn. Über den Thalamus erhält die Großhirnrinde Nachrichten über Geschehnisse innerhalb unseres Organismus. Nehmen wir nun noch alle jene Gebiete hinzu, die in Gestalt des Striatums, des Pallidums, des *Luys*schen Kernes und der Substantia nigra und schließlich des Kleinhirnes mit seinen Kerngebieten dem extrapyramidalen Gesamtsystem zugeordnet sind, und bedenken wir, wie außerordentlich kompliziert die Wechselbeziehungen zwischen dem Nucleus ruber und einzelnen Anteilen des Zentralnervensystems sind, dann wird verständlich, weshalb es noch sehr vieler geduldiger Forscherarbeit bedarf, bis der Tag kommen wird, an dem die einzelnen Systeme sich in ihren Beziehungen zu bestimmten Funktionen ganz klar herausheben lassen werden. Bei dem augenblicklichen Stand unserer Kenntnisse auf dem hier behandelten Gebiete erscheint es mir richtiger zu sein, in erster Linie das Interesse für eines der fesselndsten Gebiete des gesamten Geschehens in unserem Organismus zu wecken und offen darzulegen, wie groß noch die zu überbrückenden Lücken sind. Vor allem liegt mir viel daran, den Blick immer wieder auf die so innige Verknüpfung von Vorgängen zu lenken, die den sensiblen, den sensorischen und den motorischen Anteilen des gesamten Nervensystems angehören. Die Kenntnis ihres Zusammenwirkens vermag allein uns Klarheit über mögliche Störungen beim Ausfall dieses oder jenes Anteiles eines Systems zu geben. Es gibt keine für sich abgrenzbaren motorischen Vorgänge! Sie bedingen sofort das Eingreifen von sensiblen Systemen. Das Ausbleiben von Erregungen von ihrer Seite bedeutet eine schwere Schädigung motorischen Geschehens. Es fehlt die Regulation und vielfach auch der Antrieb! Wir verstehen bei der Betrachtung des einem bestimmten Vorgang dienenden Gesamtsystems: Sinnesorgan—sensible Bahn—zentrale Verknüpfungen und Übermittlungen—motorische Zentren und Bahnen—Muskelgebiet, daß es an mannigfachen Stellen unterbrochen sein kann, und stets die Möglichkeit gleicher Ausfallserscheinungen besteht. Es kann der Fall auch so liegen, daß ein bestimmtes motorisches System von mehreren Seiten her Erregungen zugeleitet erhält. Seine Vernichtung wird zu ganz bestimmten Symptomen führen, nicht aber diejenige einer bestimmten, Erregungen zuführenden Bahn. Es fällt wohl die eine Erregungsleitung aus, es sind jedoch die übrigen sensiblen Systeme noch in Funktion. War vorher ein weiterer Einfluß für bestimmte Vorgänge mitbestimmend, so beherrschen jetzt die unbeschädigt gebliebenen Systeme jenes motorische Zentrum. Es kommt nun alles darauf an, in welcher Art sich dieser Einfluß auswirkt. Bald wird der Fall eintreten, daß anfängliche Ausfallserscheinungen ausgeglichen werden,

bald werden Störungen bestimmter Art bleiben. Es fehlt in diesen Fällen das Gegengewicht, das von dem gestörten System aus ausgeübt wurde. Es wird so jeder einzelne Fall einer Erkrankung im Gebiete der erwähnten Systeme zu einer Fundgrube wichtigster Feststellungen. Wir gehen unvoreingenommen an solche Fälle heran und sind uns von vorneherein bewußt, daß wir die feststellbaren Symptome nicht in ein Schema bringen können, vielmehr gilt es, auf Grund unseres jetzigen Wissens jede einzelne besondere Erscheinung auf die Möglichkeiten ihrer Ursache zu prüfen und nicht zu ruhen, bis Lücke um Lücke in unseren Kenntnissen ausgefüllt ist.

Besonders verlockend bleibt das vergleichende Studium der einzelnen in Frage kommenden Einrichtungen und insbesondere auch dasjenige der Reflexvorgänge in der Tierreihe. Wir erkennen ohne weiteres, wie bei uns jene Organisation, die innerhalb des Rückenmarkes Wechselbeziehungen zwischen sensiblen und motorischen Systemen sich auswirken läßt, an überragender Bedeutung zurückgetreten ist. Es macht sich im Laufe der Entwicklung mehr und mehr der außerhalb des Rückenmarkes in höheren Anteilen des Zentralnervensystems gelegene, sehr kompliziert gebaute Reflexapparat geltend. Gewiß wird man bei sorgfältigem Studium von Fällen, bei denen Teile der in Frage kommenden Systeme in ihren Funktionen stillgelegt sind, immer mehr Hinweise auf eine Rückentwicklung auffinden, d. h. es treten Reflexmechanismen in Erscheinung, die im Laufe der Entwicklung mehr und mehr zurückgedrängt worden sind. Derartige Befunde sind ganz besonders reizvoll. Es besteht ferner die Möglichkeit, daß in der Ausbildung von Assoziationen und insbesondere in der Verwendung der extrapyramidalen Systeme individuelle Unterschiede vorhanden sind, und sich dadurch mancherlei Besonderheiten ergeben, wenn das eine oder andere System ausfällt.

Vorlesung 5.

Eigenschaften und Leistungen des peripheren Nervensystems.

Der Aufbau des Nervensystems, sein Stoffwechsel und die besonderen Funktionen seiner Anteile. Erregbarkeit und Erregungsleitung. Der Erregungsstrom als Kennzeichen des erregten Zustandes. Die Latenzzeit. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung. Das Alles- oder Nichts-Gesetz. Der refraktäre Zustand. Das Problem der Ermüdbarkeit der Nerven.

Wir haben nunmehr eine große Zahl von Vorgängen kennengelernt, die sich in irgendeiner Form in Gestalt eines bestimmten Erfolges bemerkbar machen. Immer handelte es sich um die Auslösung von Erregungen, um deren Überleitung auf bestimmte mehr oder weniger zentral gelegene Kerngebiete im Zentralnervensystem. Wir haben erfahren, daß es zur Auslösung von Empfindungen kommen kann, wenn von Sinnesorganen aus vermittelte Erregungen bestimmte Gebiete der Großhirnrinde beeinflussen. Von jenen aus können sich die mannigfaltigsten Geschehnisse anschließen. Entweder spielen sie sich ganz und gar in unserem Innenleben ab und werden nur uns selbst bewußt — Wahrnehmungen, Vorstellungen, Weiterspinnen eines z. B. durch den Lichtsinn vermittelten Erlebnisses in Gestalt mannigfaltigster Gedankenkombinationen, Auslösung von Gefühlen u. s. w. —, oder aber es schließt sich eine bestimmte Bewegung oder auch Handlung an. Es wirkt sich die Empfindung im Muskelgebiete aus. Es kann aber auch sein, daß ohne das Auftreten von Empfindungen in großer Zahl Erscheinungen innerhalb des Organismus zur Auslösung kommen, die nur dadurch bewirkt sein können, daß auf sensiblen Bahnen zentripetal geleitete Erregungen irgendwo im Zentralnervensystem auf Kerngebiete übertragen worden sind, die vermittels zentrifugal leitender Bahnen Beziehungen zu jenen Geweben knüpfen können, in denen sich der irgendein Sinnesorgan treffende Reiz in Form eines bestimmten Prozesses auswirkt, sei es nun, daß eine Drüse sezerniert oder inzerniert, oder daß innerhalb von Zellen — z. B. in glatten oder quergestreiften Muskelzellen — Stoffwechselvorgänge beeinflußt werden oder Zustandsänderungen erfolgen. Wir haben mehrfach jener Einflüsse von seiten des Nervensystems gedacht, die Drüsenzellen in ihrer Tätigkeit in fein abgestufter Weise beeinflussen[1]). Ferner begegneten wir bei der glatten Muskulatur bestimmte Leistungen fördernden und hemmenden Einwirkungen. Das gleiche ist bei der quergestreiften Muskulatur der Fall. Kurz und gut, wir haben im Laufe

[1]) Vgl. Physiologie I, Vorlesung 4—6.

unserer Betrachtungen des Geschehens innerhalb des tierischen und insbesondere auch unseres Organismus in einer unübersehbar großen Fülle Wechselbeziehungen zwischen den Systemen: Sinnesorgan — sensible Nervenbahn — zugehöriges zentrales Kerngebiet einerseits und anderseits: motorisches Kerngebiet — zugehörige zentrifugale Bahn — Erfolgsorgan (Drüsen- oder Muskelzellen) kennengelernt, die ohne Eingreifen von Vorgängen sich vollziehen, die wir als bewußte den unbewußten gegenüberstellen. Es ist dies das große Heer von Reflexvorgängen.

Wir haben die Bedeutung der Reflexvorgänge für zahlreiches Geschehen innerhalb unseres Organismus erörtert — wir sprachen von Selbststeuerungen —; ferner haben wir ihre Auslösung erörtert. Wir sind jeweilen der Reflexbahn gefolgt und haben festgestellt, daß in jedem Falle eine Reizaufnahmestelle, eine zentripetal leitende Bahn und ein zugehöriges nervöses Zentrum vorhanden sein muß. Es ist dies der sensible Anteil am ganzen Reflexsystem. Nun folgt jene Einrichtung, mit der wir uns noch nicht genauer beschäftigt haben, welche die Übertragung der Erregung vom genannten Anteil auf das motorische Gebiet des Reflexsystems vermittelt. Zum motorischen Anteil des Reflexbogens gehören im einfachsten Falle: motorische Kerne von Gehirnnerven und motorische Kerngebiete im Rückenmark (Vorderhornkernsäulen). Von ihnen aus verlaufen Nervenbahnen nach der Peripherie zum Erfolgsorgan. Weiterhin begegneten wir im Prinzip der gleichen Organisation im Gebiete des sympathischen und parasympathischen Nervensystems.

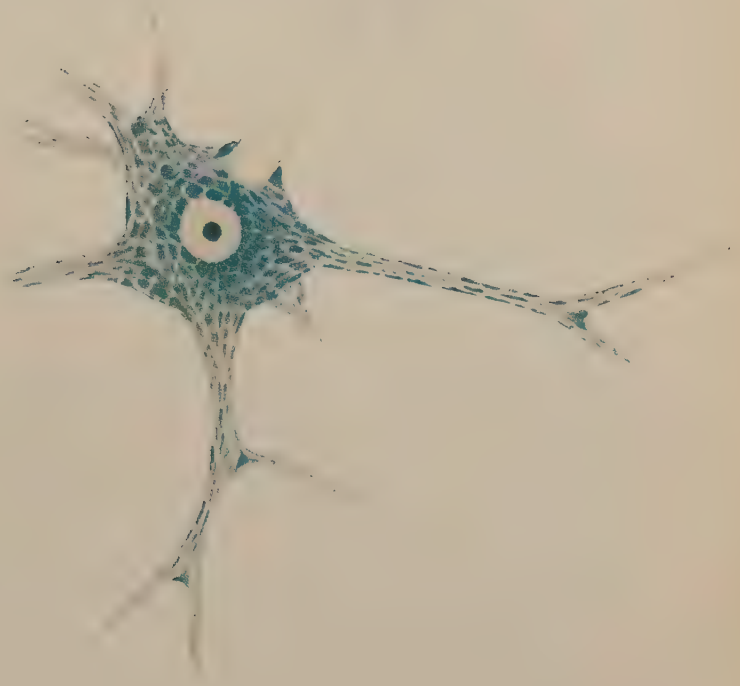
Unsere Aufgabe ist nun klar umschrieben. Wir wollen an Stelle der Betrachtung einzelner Erfolge, die auf dem Wege von Reflexen zustande kommen, nunmehr den Reflexvorgang als solchen von allgemeineren Gesichtspunkten aus betrachten. Wir stoßen dabei auf ein außerordentlich interessantes Forschungsgebiet, das schon reiche Früchte getragen hat, jedoch auch noch sehr viele Knospen birgt, die sich bis jetzt nicht vollkommen entfaltet haben. Mit der genaueren Betrachtung alles dessen, was mit dem Zustandekommen eines Reflexes zusammenhängt, dringen wir tief in das Geschehen innerhalb dessen, was zu den Leistungen des Nervensystems gehört, ein.

Bevor wir uns der Funktion jener Anteile des gesamten Reflexsystems — auch Reflexbogen genannt — zuwenden, die der Leitung von Erregungen dienen, und jener gedenken, innerhalb derer Überleitungen von solchen von einem Gebiet desselben auf ein anderes stattfinden — wir sprachen von Zentren und insbesondere von Reflexzentren —, müssen wir uns zunächst mit der Organisation aller in Frage kommenden Gewebsbestandteile vertraut machen. Wir haben bisher innerhalb des gesamten Nervensystems bestimmte Einheiten unter der Bezeichnung Neurone herausgehoben. Wir bemerkten, daß einem solchen eine Nervenzelle mit allen ihren Fortsätzen zugehört. Diese letzteren umfassen neben dem Achsenzylinderfortsatz, Neurit, auch Axon, Neuraxon genannt, auch die Protoplasmafortsätze (Dendriten).

Die Nervenzelle, auch Ganglienzelle genannt, besitzt einen mehr oder weniger großen Kern. Interessanterweise verlieren

die Nervenzellen im Laufe der Entwicklung die Fähigkeit der Teilung und damit der Vermehrung. Dieser Umstand ist von grundlegender Bedeutung und läßt uns verstehen, weshalb zugrunde gegangenes Nervengewebe, soweit Ganglienzellen in Frage kommen, nicht durch Regeneration ersetzt werden kann. In ihrer Größe und vor allen Dingen in ihrer Gestalt zeigen die Nervenzellen eine außerordentlich große Mannigfaltigkeit (vgl. als Beispiele Abb. 38, 39[1]) und 40, S. 106[2]). Ihre

Abb. 38.

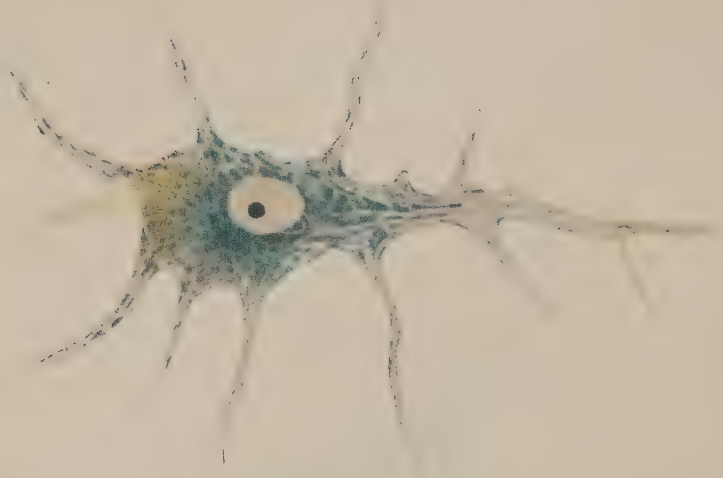


Motorische Vorderhornzelle aus der Sakralanschwellung vom Menschen. *Nissl*sche Methylenfärbung.

Größe schwankt von 4—135 μ. Man unterscheidet unipolare, bi- und multipolare Nervenzellen, je nachdem ein, zwei oder mehrere Fortsätze vorhanden sind. Das Zytoplasma (Neuroplasma) der Ganglienzellen ist außerordentlich kompliziert gebaut[3]). Es lassen sich mittels bestimmter Färbemethoden bestimmte seiner Anteile von der Umgebung abgrenzen.

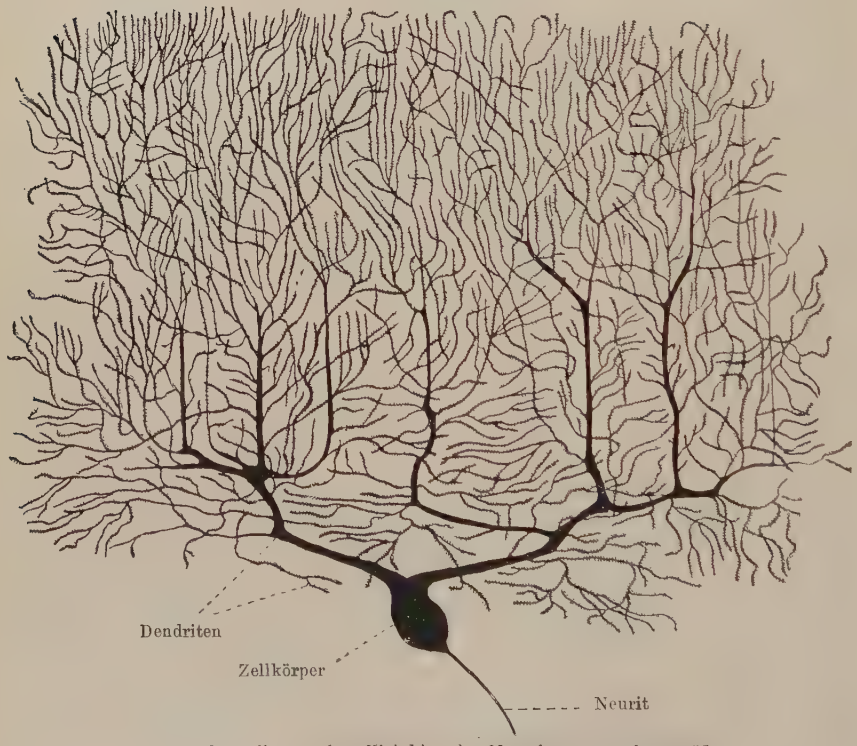
[1]) Entnommen: *Max Bielschowsky* im Handbuch der Neurologie (herausg. von *M. Lewandowsky*). **1**. J. Springer, Berlin 1910. — [2]) Entnommen: *Philipp Stöhr* u. *Wilh. v. Möllendorff*: Lehrb. d. Histologie. G. Fischer, Jena 1924. — [3]) Vgl. u. a. *F. de Moulin:* Arch. f. Zellforschung. **17**. 389 (1923).

Abb. 39.



Riesenpyramidenzelle aus dem Parazentralläppchen vom Menschen.
*Nissl*sche Färbung.

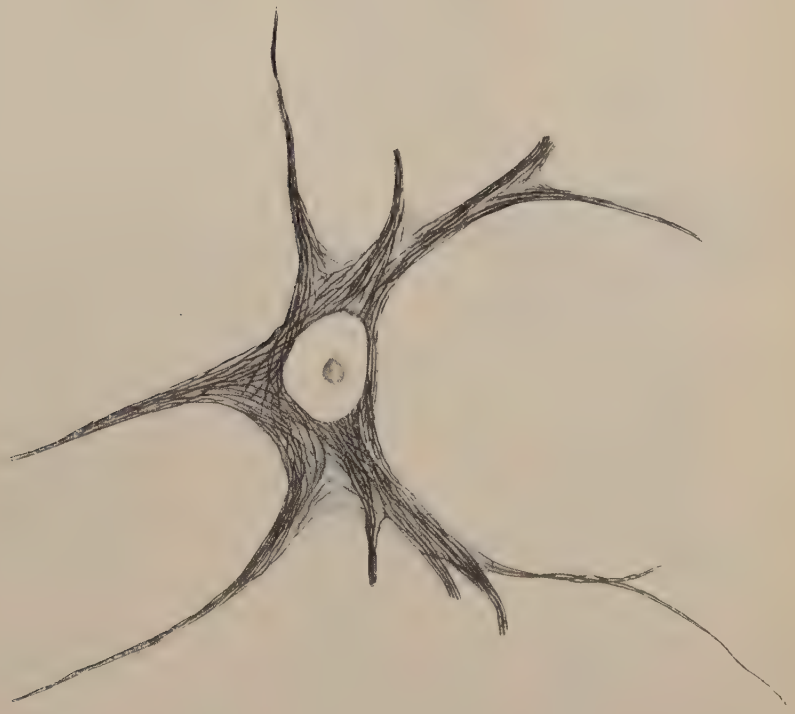
Abb. 40.



*Purkinje*sche Zelle aus dem Kleinhirn des Menschen. 180mal vergrößert.

Besondere Aufmerksamkeit haben Gebilde erweckt, die bald als rundliche, bald als eckige Körnerschollen auftreten, bald in Gestalt von Spindeln oder Streifen angeordnet sind. Es sind dies die sog. *Nissl*schen Körperchen[1]). Über ihre Bedeutung gehen die Meinungen auseinander. Feststeht, daß sie bei starker Inanspruchnahme der Ganglienzellen und auch bei Erkrankungen an Zahl stark abnehmen, ja sogar ganz verschwinden können. Im Alter zeigen sich an ihnen Veränderungen. Es wird mit der Möglichkeit gerechnet, daß die *Nissl*schen

Abb. 41.



Motorische Vorderhornzelle aus dem Brustmark eines Kindes.

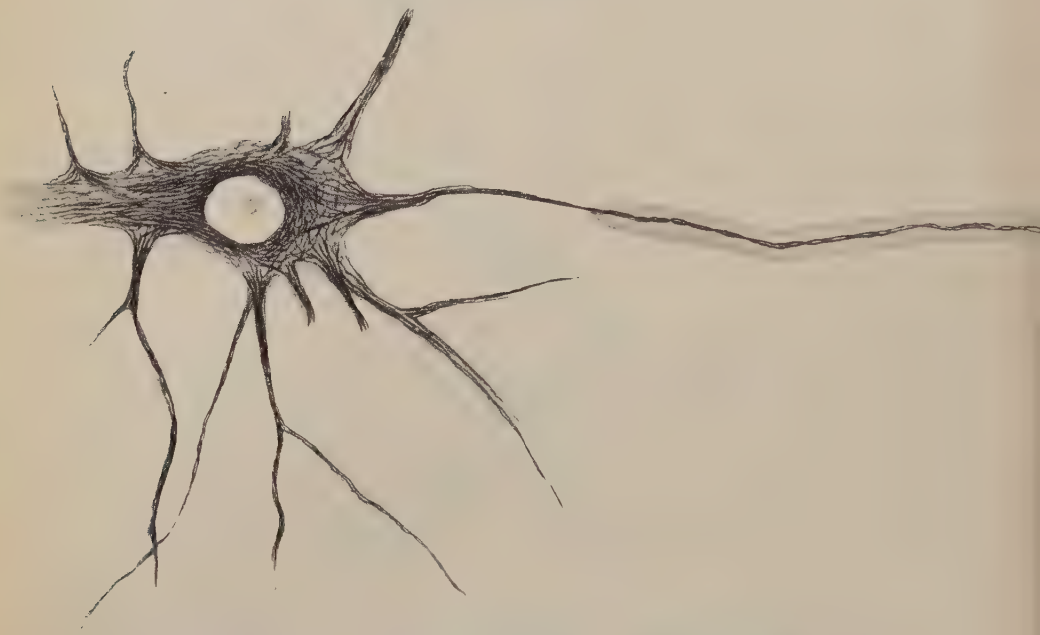
Körperchen ein besonderes Nahrungsmaterial für die sie enthaltenden Zellen darstellen. In den Ganglienzellen trifft man ferner in mannigfaltiger Form Pigment an.

Ganz besonderes Interesse erwecken in den Nervenzellen enthaltene Gebilde, genannt Neurofibrillen[2]), die jedoch diesen nicht eigen sind. An ihr Vorkommen und ihr Verhalten knüpfen sich über den

[1]) *Fr. Nissl*: Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie. **48**. 197. 675 (1892); **50**. 370 (1894); Zbl. f. Nervenh. u. Psychiatrie. **17**. 337 (1894); Neurol. Zbl. **13**. 676. 781, 810 (1894). — [2]) Vgl. die Literatur über den Nachweis der Neurofibrillen bei *Max Bielschowsky* im Handbuch der Neurologie (herausgegeben von *M. Lewandowsky*). **1**. 10. J. Springer, Berlin 1910.

Aufbau des Nervensystems Vorstellungen von grundlegender Bedeutung. Wir kommen auf diese noch zurück. Hier sei zunächst hervorgehoben, daß die Fibrillen in den Nervenzellen sich nach den verschiedensten Richtungen durchkreuzen. In manchen Ganglienzellarten bilden sie am Kern ein dichtes Gitter[1]). Die Neurofibrillen betreten die Zelle von einem ihrer Fortsätze aus in Gestalt eines Bündels und verlassen sie, sich teilend, in mehreren anderen Zellausläufern. Oder es erfolgt ihr Eintritt von einer Mehrzahl von Zellfortsätzen aus, während ihr Austritt durch nur einen solchen erfolgt[2]). Vgl. hierzu Abb. 41, 42[3]), S. 107, 43[4]), S. 109.

Abb. 42.



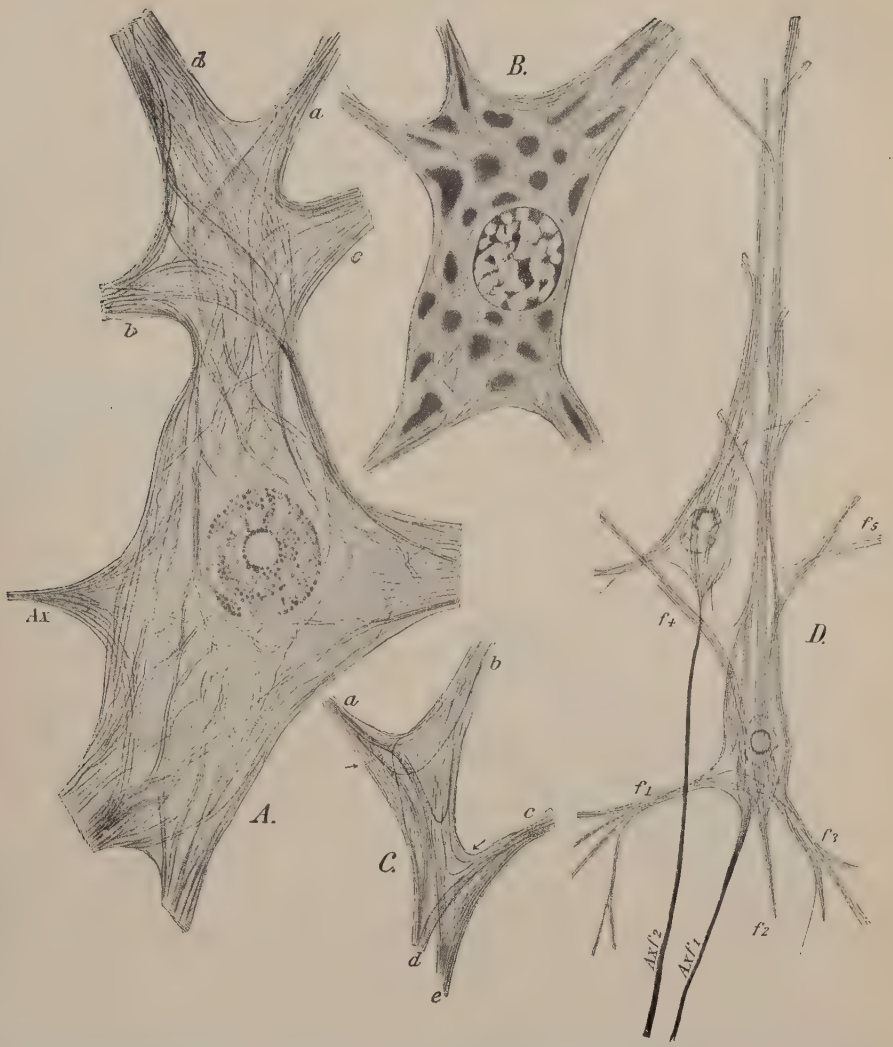
Riesenpyramidenzelle aus der vorderen Zentralwindung des Menschen. Es sei insbesondere auf die Abgangsstelle des Axons und den Ansatz seiner Markumhüllung hingewiesen.

Über das Verhalten der Neurofibrillen im Zellkörper — Netzbildung, feinere Organisation u. s. w. — gehen die Meinungen der Forscher weit auseinander. Je nach der angewandten Methode der Fixierung der Präparate und derjenigen der Kenntlichmachung der Fibrillen entstehen verschiedene Bilder des Fibrillenverlaufes.

---

[1]) *A. Bethe*: Arch. f. mikrosk. Anat. **55**. 513 (1900). — [2]) Vgl. hierzu *St. v. Apáthy*: Biol. Zbl. **7**. 621 (1887); **7**. 527, 600, 629 (1889/90); Mitt. d. zool. Station zu Neapel. **10**. 355 (1892); Z. f. wissenschaftl. Mikroskopie. **9**. 15 (1892); Arch. f. mikr. Anat. **43**. 886 (1894); Mitt. d. zool. Station zu Neapel. **12**. 495 (1897). — *A. Bethe*: Arch. f. mikr. Anat. **55**. 513 (1900); Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Georg Thieme, Leipzig 1903. Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben. — [3]) Entnommen: *Max Bielschowsky* im Handb. d. Neurologie. l. c. — [4]) Entnommen: *Albrecht Bethe*: Allg. Anatomie und Physiologie des Nervensystems. S. 59. Georg Thieme, Leipzig 1903.

Abb. 43.



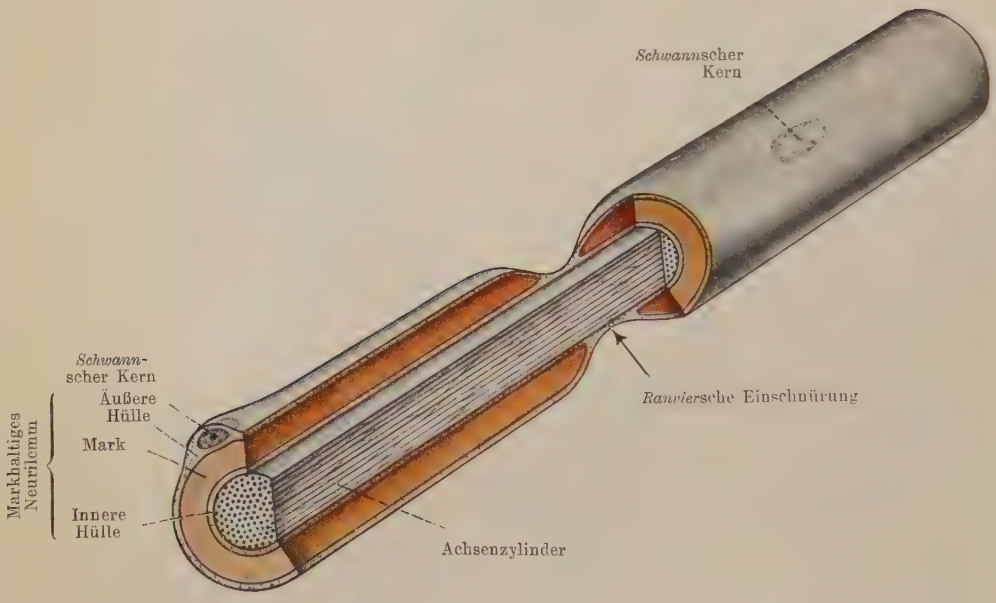
Mit *Bethe*s Molybdänmethode auf Fibrillen gefärbte Ganglienzellen. *A.* Vorderhornzelle vom Menschen. *Ax* = Achsenfortsatz, *a*, *b*, *c*, *d* = Dendriten. — *B.* Zelle aus dem Fazialiskern vom Kaninchen mit gleichzeitiger Darstellung von *Nissl*-Schollen. — *C.* Protoplasmafortsatz einer Vorderhornzelle vom Menschen. — *D.* Zwei Pyramidenzellen vom Menschen.

In der weißen Substanz des Zentralnervensystems und in den peripheren Nerven begegnen wir jenem wichtigen Anteil des gesamten Nervensystems, der Nervenfaser genannt worden ist. Sie zeichnet sich durch den vollständigen Mangel an elastischen Eigenschaften aus. Man unterscheidet an ihr den zentral gelegenen Achsenzylinder und die ihn umschließende Hülle — Markscheide genannt[1]). Zu dieser

[1]) Nach *M. W. Woerdeman* (Versl. der afdeel. natuurk., kgl. Akad. d. Wiss., Amsterdam. **29**. 567 [1920]) fehlt dem Achsenzylinder Kalium, während die Markscheide reich an ihm ist.

kommt bei den peripher verlaufenden Fasern noch die sog. *Schwann*sche Scheide, das Neurilemm, hinzu. Jenen Nervenfasern, die innerhalb des Zentralnervensystems verlaufen, fehlt sie. Auch die Markscheide kann ganz oder streckenweise fehlen. Im Gebiete des sympathischen Nervensystems begegnen wir Nervenfasern, denen die Markscheide fehlt, während die *Schwann*sche Scheide vorhanden ist. Aus jeder Nervenzelle geht ein Achsenzylinder hervor. Er besteht aus Fibrillen, die, wie oben erwähnt, in Zusammenhang mit solchen der Ganglienzelle, von der sie ausgehen, stehen. Außerdem findet sich eine plasmatische Grundsubstanz — Axoplasma genannt. Nach der Ansicht der einen Autoren bilden die

Abb. 44.



Stück einer markhaltigen Nervenfaser. Schematisch.

Fibrillen nebeneinander verlaufende, in keiner Verbindung zueinander stehende Gebilde, die von den Nervenzellen aus bis in die peripherstenTeile der Nervenfasern reichen, bzw. von jenen ausgehen und in die Ganglienzelle einziehen. Nach einer anderen Ansicht sollen die Neurofibrillen in der Nervenfaser durch netzartige Verbindungen in Zusammenhang stehen.

Die Achsenzylinder der innerhalb des Zentralnervensystems verlaufenden Nervenfasern werden von der Markscheide in Gestalt ununterbrochener, glatter, zylindrischer Röhren umgeben. In ihrem peripheren Verlauf tritt in der Ausbildung der Markscheide von dem Augenblick an eine Änderung ein, in dem die *Schwann*sche Scheide als Umhüllungsmembran hinzutritt. Es treten in größeren oder kleineren

Abschnitten Einschnürungen auf (*Ranvier*sche Schnürringe). Durch sie wird die Markscheide in Segmente eingeteilt. Innerhalb jedes durch eine solche Einschnürung abgegrenzten Anteiles liegt an der Innenseite der *Schwann*schen Scheide ein platter Kern. Vgl. hierzu Abb. 44[1]). Es ist die Frage erörtert worden, ob nicht jedes Marksegment als ein für sich bestehendes Gebilde von Zellcharakter aufzufassen sei. Außer den erwähnten Schnürringen fallen weiterhin Stellen in der Markscheide auf, die sich durch das Vorkommen einer helleren Substanz abheben[2]) (vgl. hierzu Abb. 45[3]). Diese hat nach ihren Eigenschaften große Ähnlichkeit mit einem Anteil des oben erwähnten Axoplasmas. Es ist gewiß interessant, daß der Achsenzylinder in größeren Abständen mittels der genannten Substanz in enge Beziehungen zur *Schwann*schen Scheide tritt. Die besondere Struktur der Peripherie der Markscheide hat man in Beziehung zur Ernährung der Nervenfaser gebracht[4].) Schließlich sind noch Gitterstrukturen innerhalb des Markmantels, eingelagert in seine stark lichtbrechende (doppelbrechende[5]), den Lipoiden zugerechnete Grundsubstanz, genannt Myelin, beschrieben[6]). Sie sollen von einem Neurokeratin genannten Eiweißkörper gebildet werden und die Funktion eines Gerüstes ausüben[7]). Erwähnt sei noch, daß die *Schwann*schen Zellen in Parallele zu den Gliazellen des Nervengewebes gesetzt werden. Von ihnen soll die Markscheidensubstanz herstammen[8]). Ein besonderes

Abb. 45.

Periphere Nervenfasern, deren Markscheide das Keratingerüst und die *Lantermann*schen „Einkerbungen“ erkennen läßt.

[1]) Entnommen: *Philipp Stöhr* u. *Wilh. v. Möllendorff*: Lehrb. d. Histologie 144. Gustav Fischer, Jena 1924. — [2]) Man hat die Stellen *Schmitt-Lantermann*sche »Einkerbungen« genannt. Die letztere Bezeichnung ist irreführend. — [3]) Entnommen: *Max Bielschowsky*: Handbuch der Neurologie. l. c. Tafel VI. — [4]) Es ist in dieser Hinsicht von großem Interesse, daß Strukturänderungen in Nerven, die im Anschluß an Ioneneinwirkung — Alkali- bzw. Erdalkaliionen — eintreten, sich zuerst in der Umgebung der genannten Schnürringe geltend machen. Es deutet diese Beobachtung vielleicht darauf hin, daß an dieser Stelle Austauschvorgänge eine besonders umfassende Rolle spielen. Vgl. hierzu *G. Ettisch* u. *J. Jochims: Pflügers* Archiv. **215**. 519 (1927). — [5]) *Ch. G. Ehrenberg:* Monatsber. der preuss. Akad. d. Wissensch., Berlin, 64, 73, 75 (1849). — *G. Valentin:* Die Untersuchung der Pflanzen- und Tiergewebe im polarisierten Licht. Leipzig 1861. — *W. Kühne:* Lehrbuch der physiol. Chemie. 339. Leipzig 1868. — *V. v. Ebner:* Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisierter Substanzen. 182. Leipzig 1882. — *Apathy:* Biol. Zbl. **9**. Heft 17, 19—21 (1889). — *Ambronn*: Berichte der sächs. Gesellsch. d. Wissensch. zu Leipzig, math.-physik. Kl. **42**. 419 (1890). — *Ambronn* u. *Held:* Ebenda. **47**. 38 (1895). — Vgl. ferner *G. F. Göthlin*: Die doppeltbrechenden Eigenschaften des Nervengewebes. Kgl. svenska vetenshaps. handling. **51**. 1 (1913). Hier finden sich weitere Literaturangaben und ferner prachtvolle Abbildungen. — *E. A. Spiegel*: *Pflügers* Archiv. **192**. 225, 240 (1921). — [6]) Der Nachweis der Doppelbrechnung der Markscheide zeigt, daß sie ein kristallinisches Gefüge hat. — [7]) *Ewald* u. *Kühne*: Verhandl. d. naturhistor.-med. Vereins, Heidelberg. N. F. **1**. 457 (1876). — *Kühne* u. *Chittenden*: Z. f. Biol. N. F. **8**. 291 (1889). — Vgl. auch *Argiris*: Z. f. physiol. Chemie. **54**, 86 (1907). — Vgl. auch *H. Müller:* Z. f. wissensch. Mikrosk. **36**. 147 (1920). — [8]) Vgl. zu den Fragen der feineren Struktur der peripheren Nervenfasern *Max Bielschowsky*: Handb. d. Neurol. l. c. 19ff. Hier finden sich Literaturangaben.

Verhalten zeigen die End- bzw. Anfangsstrecken der Nervenfasern, sei es nun, daß Beziehungen zu den Muskelfasern oder sonstigen Zellen (Drüsenzellen u. s. w.) geknüpft werden, oder aber Sinneszellen den Ausgangspunkt von solchen bilden. Wir haben dieser Besonderheiten bereits gedacht (vgl. S. 8 ff.).

Der *Schwann*schen Scheide entspricht innerhalb des Zentralnervensystems die Gliahülle, die Neuroglia. Sie vertritt im Nervensystem das Bindegewebe und übernimmt die Funktion einer Stützsubstanz. Insbesondere ist eine solche Funktion Elementen der Glia zuerkannt worden, die durch einen auffallend kleinen Zellkörper und lange, reich verzweigte und gewundene Fortsätze ausgezeichnet sind. Sie sind unter der Bezeichnung Mikroglia zusammengefaßt worden[1]). Anteile von diesen Zellen umgeben Ganglienzellen korbartig. Es ist beobachtet worden, daß der Mikroglia Phagozytose zukommt. Es werden von ihr z. B. beim Untergang von Anteilen des Zentralnervensystems Gewebstrümmer aufgenommen und verarbeitet. Wir erkennen in dieser Funktion das entsprechende Verhalten, wie wir es bei den Zellen der *Schwann*schen Scheide noch kennenlernen werden (vgl. S. 117). Die übrige Neuroglia bildet ein Plasmodium mit zahlreichen Zellkernen. Dieses stellt ein außerordentlich fein verzweigtes Gebilde dar, in dem feinste Fibrillen eingelagert sind. Sie sind es, die dem Plasmodium eine gewisse Festigkeit geben. Die Neuroglia, die innerhalb des Zentralnervensystems an verschiedenen Stellen ein verschiedenes Verhalten zeigt, ist nicht nur in gewissem Sinne Träger der Nervenzellen, vielmehr spricht manches dafür, daß sie Stoffwechselvorgänge und, mit ihnen verknüpft, Austauschprozesse im Gebiete der Nervenzellen vermittelt. An bestimmten Stellen des Zentralnervensystems kommt der Neuroglia vielleicht auch die Bedeutung von Drüsenzellen zu. Es ist nämlich an die Möglichkeit gedacht worden, daß sie an der Bildung der Zerebrospinalflüssigkeit beteiligt sein könnte[2]). Sie bildet ferner Abschlüsse gegen das die Blutgefäße begleitende Bindegewebe.

Wir haben bereits S. 107 erwähnt, daß der Befund von Fibrillen, die sich von Nervenfasern aus bis in die Nervenzellen hinein verfolgen lassen, und ferner von diesen aus wiederum in von ihnen ausgehende Neurite, von tiefgehender Bedeutung für die ganze Auffassung der Organisation des gesamten Nervensystems geworden ist. Als seinerzeit die Vorstellung aufkam, es setze sich der die spezifischen Funktionen des Nervengewebes erfüllende Anteil desselben aus einer großen Anzahl durchaus einheitlicher Elemente, nämlich den Nervenzellen mit ihren Ausläufern, zusammen, fand diese bald begeisterte Aufnahme. Es war die Neuronenlehre[3]), die Morphologen, Physiologen und Pathologen in gleicher Weise in ihrem Banne hielt und ungemein anregend

[1]) Vgl. hierzu u. a. *P. del Rio-Hortega:* Bull. de la soc. des sciences méd. et biol. de Montpellier et du Languedoc médit. **6**. 469 (1925). — [2]) Vgl. hierzu *Held:* Abhandl. d. math.-physikal. Kl. d. sächs. Ges. d. Wissenschaft. **28**. Nr. IV. Leipzig 1903; Monatschr. f. Psychiatrie u. Neurol. **26**. 360 (1909). — Vgl. auch *G. C. Heringa:* Psychiatr. en neurol. bladen. 13 (1923). — [3]) *W. Waldeyer:* Deutsche med. Wochenschr. 1213, 1244, 1267, 1287, 1331, 1352 (1891). — Vgl. Weiteres über die Geschichte der Neuronenlehre bei *A. Bethe:* Allg. Anat. u. Physiol. d. Nervensystems. Georg Thieme, Leipzig 1903.

und befruchtend auf ungezählte Probleme von grundlegender Bedeutung wirkte. Ihre Macht ist auch heute noch durchaus nicht gebrochen. Mag der einzelne Forscher und Lehrer zur Neuronenlehre stehen, wie er will, er wird sich, von wenig Ausnahmen abgesehen, in irgendeiner Form auf sie stützen. Es kommt das in erster Linie daher, weil sie es uns am einfachsten ermöglicht, den Verlauf bestimmter Nervenbahnen und zugleich ihre besonderen Beziehungen zu bestimmten Zentren und endlich auch die nach ihrer Störung auftretenden Ausfallserscheinungen übersichtlich darzustellen. Damit ist natürlich nicht gesagt, daß die Neuronenlehre als solche in ihrer ursprünglichen Form zu Recht besteht. Wir müssen uns ganz und gar an die tatsächlichen Befunde halten und dürfen vorhandenen Schwierigkeiten, mögen sie auch noch so groß sein, nicht ausweichen.

Die Neuronentheorie, auf die wir unsere bisherige Darstellung über Vorgänge im peripheren und zentralen Nervensystem gestützt haben, besagt, daß für die Vermittlung von Geschehen innerhalb desselben Gebilde in Frage kommen, die für sich abgegrenzt sind. Nervenfaser, Zellkörper und Dendriten bilden eine Einheit, eben das Neuron. Nehmen wir als Beispiel eine motorische Vorderhornzelle. Sie weist Dendriten auf und entsendet einen Achsenzylinderfortsatz nach der Peripherie. Aus ihm geht die Nervenfaser hervor, die — mit ungezählten anderen vereinigt — den peripheren Nerven bildet. Bis zu der Stelle, an der die motorische Nervenfaser die Muskelzelle erreicht, erstreckt sich das Gebiet des geschilderten Neurons. Die Dendriten stehen in Beziehung zu Anfangs- oder Endverästelungen von Axonen anderer Ganglienzellen, ohne daß es jedoch zu einem Übergang von Anteilen einer Nervenzelle in andere kommt. So fügt sich nach der Neuronenlehre ein Neuron an das andere.

Nun steht jedoch fest, daß Fibrillen Nervenzellen untereinander verknüpfen, und zwar können dadurch Wechselbeziehungen verschiedener Ganglienzellgebiete zustande kommen, daß in der Peripherie Fibrillen verschiedener Herkunft Netze bilden[1]). Ferner ist beobachtet, daß Fibrillenzüge ohne Unterbrechung von einer Nervenzelle zu einer anderen verlaufen. Auch hierbei sollen Netzstrukturen auftreten können.

Die Fibrillenstruktur als solche der in Frage kommenden Anteile des Nervensystems steht wohl über jeden Zweifel erhaben fest, strittig sind jedoch die Einzelheiten ihres Ausbaues. Läge die Sache so, daß ohne jede Unterbrechung Fibrillen z. B. von Sinneszellen aus durch jene Zellgebiete hindurchziehen würden, die wir als erstes, zweites u. s. w. Neuron bezeichnet haben, dann wäre zwar die Neuronentheorie als solche als nicht zutreffend erkannt, jedoch brauchten wir unsere ganzen Vorstellungen über die Wechselbeziehungen zwischen Sinneszellen und bestimmten Zentren und umgekehrt von solchen zu peripheren Gebilden nicht aufzugeben. Es lassen sich von der erwähnten Annahme einer direkten Verknüpfung der einzelnen Nervenzellen eines bestimmten Systemgebietes alle von uns geschilderten Erscheinungen genau ebenso gut

[1]) Vgl. hierzu z. B. *F. B. Hofmann: Pflügers* Archiv. **118**. 375 (1907).

erklären und verstehen, wie bei der Annahme von in keinen direkten Beziehungen zueinander stehenden Zelleinheiten, ja wir kommen unter anderem über die Schwierigkeit der Erklärung des Überganges der Erregung von einer Ganglienzelle auf eine andere ohne weiteres hinweg. Dafür fordert der Befund einer verschieden weiten Ausbreitung des erregten Zustandes bei der Annahme einer ununterbrochenen Fibrillenleitung besondere Einrichtungen.

Nun besteht jedoch die Meinung, daß die Fibrillen in keiner Weise an die Zellgebiete gebunden seien. Diese Annahme ist von grundsätzlicher Bedeutung. Sie ist auch heute noch nicht eindeutig klargestellt. Es gilt dies insbesondere für die Organisation des Nervensystems der Wirbeltiere und für die uns zukommende. Bei Wirbellosen und Wirbeltieren sind Befunde erhoben, die dafür sprechen, daß auch ohne Nervenzellen eine Erregungsleitung von Nervenbahnen aus mit nachfolgender Übertragung auf andere Systeme möglich ist. So beobachtete *Bethe* beim Taschenkrebs (Carcinus Maenas) das Eintreten von Reflexvorgängen, obwohl die in Betracht kommenden Ganglienzellen ausgeschaltet waren[1]). Wichtig ist, daß die Möglichkeit der Auslösung von Beeinflussungen der in Frage kommenden Muskulatur vom sensiblen System aus wenige Tage nach der ausgeführten Ausschaltung der in Betracht kommenden Ganglienzellen erlosch. Daraus ergibt sich, daß diese im vorliegenden Fall zwar bei der Erregungsleitung nicht direkt beteiligt waren, jedoch in irgendeiner Weise das Fibrillensystem beeinflussen. Fehlt ihre Mitwirkung, dann erlischt dessen Funktionstüchtigkeit. Es konnte auch gezeigt werden, daß nach Ausschaltung der Ganglienzellen des Spinalganglions beim Frosch noch eine Übertragung von sensiblen Reizen möglich ist[2]).

Es wird nun angenommen, daß die Fibrillen außerhalb der Nervenzellen Beziehungen zueinander knüpfen. Man hat von einem „Grau" gesprochen. Es soll die graue Substanz des Nervengewebes den Raum neben den Ganglienzellen und der Neuroglia ausfüllen. In diesen besonderen extrazellulären, netzartigen Gebilden sollen Übertragungen von Erregungen von sensiblen Systemen auf motorische und auch innerhalb der einzelnen Systemarten stattfinden können. Es steht zur Zeit nicht mit Sicherheit fest, ob eine solche Organisation, für deren Vorhandensein bei wirbellosen Tieren zahlreiche Belege vorliegen, für unseren Organismus — und für die Wirbeltiere überhaupt — in Frage kommt. Die fortschreitend sich verbessernde histologische Technik hat mehr und mehr dargetan, daß an Stellen des Zentralnervensystems, an denen die erkennbar gemachten Zellgebilde den vorhandenen Raum bei weitem nicht auszufüllen vermochten, in Wirklichkeit außerordentlich viel mehr Ganglienzellen und Ausläufer von solchen anwesend sind, als früher angenommen wurde.

Wir dürfen an dieser Stelle eine Bemerkung nicht ganz unterdrücken. Sie betrifft die Einschätzung der mittels Farbstoffen, Imprägnierungen u. s. w. darstellbaren Strukturen. Im allgemeinen wird den Anteilen in Zellen und Geweben eine ganz besondere funktionelle

---

[1]) *A. Bethe*: Arch. f. mikr. Anat. **50**. 469, 589 (1897); **51**. 382 (1898). — [2]) *E. Steinach*: *Pflügers* Archiv. **78**. 291 (1899).

Bedeutung zuerkannt, die sich mittels bestimmter Einflüsse von der Umgebung in irgendeiner Form abgrenzen lassen. Nun hat eine reiche Erfahrung gezeigt, daß mannigfaltige Vorgänge, wie Diffusion u. s. w., zu Niederschlagsstrukturen führen, die eine bestimmte Struktur vortäuschen können, wo primär keine entsprechende vorhanden ist. Es sei in dieser Hinsicht z. B. an die so vielfach studierten, zuerst von *Liesegang* beschriebenen „rhythmischen" Fällungen in Gallerten erinnert[1]). Aber auch dann, wenn nach einer bestimmten Behandlungsmethode sich heraushebende Strukturen der Wirklichkeit entsprechen, d. h. in einer bestimmten Form vorgebildet sind, so ist damit noch lange nicht bewiesen, daß jenen Zell- und Gewebsanteilen, bei denen wir mit den uns zur Verfügung stehenden Methoden einen besonderen Bau nicht zu erkennen vermögen, nicht auch hochwertige Funktionen zukommen. In Wirklichkeit dürften alle Zellanteile in irgendeiner Weise in ihren Funktionen voneinander abhängig sein; ja wir gehen nicht fehl, wenn wir an Stelle der Einzelzelle alle gleichgearteten Zellen als in ihren Leistungen, ihrem Stoffwechsel u. s. w. auf das engste miteinander verknüpft betrachten. Darüber hinaus bestehen sehr viele Beziehungen zu andersartigen Zellen. Eine andere Frage ist die, ob sich innerhalb der einzelnen Synzytien eine Arbeitsteilung nachweisen läßt, z. B. in der Gestalt, daß bestimmte Gebilde für die Erregungsleitung allein in Frage kommen, während andere Gebilde Assimilations- und Dissimilationsvorgänge vollziehen, und wieder andere noch andere Aufgaben erfüllen. Immer bleibt auch bei einer solchen Sonderung der Aufgabengebiete bei der Durchführung jeder einzelnen Funktion die innige Abhängigkeit von dem gesamten Geschehen innerhalb der einzelnen in Beziehung zueinander stehenden Zellgebiete bestehen. Wir können uns wohl, um ein Beispiel anzuführen, in den Leberzellen Glykogenspeicherung, Harnstoffbildung, Gallenfarbstoff- und Gallensäureentstehung als besondere Funktionen ganz bestimmter Zellanteile vorstellen, jedoch bleiben diese besonderen Zelleistungen aus, wenn z. B. das Vermögen der Zellen, sich zu ernähren und Stoffwechselendprodukte abzugeben, gelitten hat, ja es ist ein Versagen schon dadurch möglich, daß die die ganzen Funktionen oder doch bestimmte davon regelnden Nerveneinflüsse unterbleiben oder auch Inkretstoffe fehlen, die zu bestimmtem Geschehen unentbehrlich sind.

Überblicken wir den Stand der Neuronenlehre, dann können wir zur Zeit die folgenden Befunde als gesicherte Tatsachen hervorheben. Entgegen der früheren Annahme eines Fürsichbestehens einzelner Ganglienzellen mit Einschluß ihrer Fortsätze haben wir ein Zellsystem vor uns, das durch Fibrillenstränge zusammengefaßt ist. Sie durchziehen in ihrem Verlauf von der Peripherie her zu zentral gelegenen Kerngebieten jene Nervenzellen, die wir unter der Bezeichnung 1., 2., 3. u. s. w Neuron kennengelernt haben. Umgekehrt können wir auch Fibrillenzügen von zentral gelegenen Kerngebieten in ihrem Verlauf durch mehrere Ganglienzellen bis zur Peripherie folgen. Auch diese Darstellung gibt ohne Zweifel noch kein Bild der Verknüpfung von funktionellen Einheiten, das umfassend genug ist. Wir haben wohl Nervenfasern,

[1]) Vgl. Physiologische Chemie II, Vorlesung 5, S. 85.

Nervenzellen u. s. w. vor uns, jedoch vermögen wir nicht einzelnen davon in ihrem Verhalten und in ihren Funktionen zu folgen. Reizen wir einen Nerven, dann beeinflussen wir zahlreiche Nervenfasern und damit eine sehr große Anzahl von Fibrillen mit dem Plasma, in dem sie eingebettet sind. Zentral wird die Erregung auf viele Nervenzellsysteme übertragen. Der Erfolg, den wir mit der Reizung erzielen, ist die Summe der in all jenen hervorgerufenen Zustandsänderungen. Von diesen Gesichtspunkten aus ist es das Gegebene, anstatt von durch Fibrillenzüge in Beziehung zueinander gesetzten Nervenzellen von einem Synzytium oder ganz allgemein von Zellsystemen zu sprechen[1]).

Von den eben entwickelten Vorstellungen aus können wir in den wesentlichsten Punkten unsere bisherige Darstellung über den Verlauf bestimmter Nervenbahnen und über ihre Beziehungen zu bestimmten Kerngebieten beibehalten. Es tritt nur an die Stelle der früheren Annahme von Zellen, die durch Ausläufer lose Beziehungen zueinander knüpfen, die Vorstellung, daß Fibrillenzüge diese in der geschilderten Weise vermitteln.

Es gibt nun Befunde im Gebiete des Nervensystems, die unzweifelhaft dartun, daß, was schon aus den S. 114 erfolgten Darlegungen erkennbar ist, die einzelnen Nervenzellen innerhalb des durch gemeinsame Fibrillenzüge verknüpften Nervenzellsystems eine bedeutsame Rolle spielen. Es hat sich nämlich herausgestellt, daß nach Durchtrennung der Verbindung des Neuriten mit der zugehörigen Ganglienzelle bedeutsame Änderungen vor sich gehen. Zunächst bemerkt man, daß auch dann, wenn man die Schnittflächen des durchtrennten Nerven ganz genau aneinander legt, keine unmittelbare Zusammenheilung des zentralen mit dem peripheren Nervenende erfolgt[2]), vielmehr tritt Degeneration des peripheren Anteils der Nervenfaser ein, jedoch zeigt auch das mit der Nervenzelle in Verbindung gebliebene Nervenende Veränderungen. Besonders dann, wenn die eingetretene Unterbrechung der Nervenbahn unausgeglichen bleibt, erfolgen sog. „retrograde" Degenerationen. Sie betreffen nicht nur das zentrale Nervenende, vielmehr auch die zugehörige Ganglienzelle. Dieser Umstand hat die Unterbrechung von Nervenbahnen zu einer erfolgreichen Methode zur Feststellung des Verlaufes von solchen und zum Studium ihrer Beziehungen zu bestimmten Kerngebieten gemacht. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß, wenn die Auslösung oder die Zuleitung von Erregungen frühzeitig — z. B. durch Exstirpation der Augen beim Neugeborenen bzw. jugendlichen Organismus — unmöglich gemacht wird, dann Entwicklungshemmungen innerhalb des Nervensystems auftreten, die gleichfalls in vieler Hinsicht Aufklärungen über

---

[1]) Vgl. hierzu *V. Hensen*: Die Entwicklungsmechanik der Nervenbahnen im Embryo der Säugetiere. Kiel u. Leipzig 1903. — *O. Schultze*: Arch. f. mikrosk. Anat. **66**. 41 (1905). — *P. Schröder*: Histologie und Histopathologie des Nervensystems. 2. Aufl. 1920; Klin. Wochenschr. 5. 366 (1926). — [2]) Man hat von einem *Waller*schen Gesetz gesprochen. Nach diesem sollen nur in den von der Nervenzelle abgetrennten Nervenfaseranteilen Veränderungen stattfinden. Jetzt wissen wir, daß auch in dem mit ihr in Verbindung gebliebenen Anteil solche anzutreffen sind. Vgl. *A. Waller*: Philosoph. transact. II. 423 (1850); *Müllers* Archiv f. Anat., Physiol. u. wissensch. Medizin 392 (1852); C. r. de l'acad. des sc. **34**. 393, 524, 582, 675, 842, 979 (1852).

den Einbau bestimmter funktioneller Einheiten in das Zentralnervensystem gebracht haben.

Schon 24 Stunden nach der eingetretenen Durchtrennung — bzw. einer sonstigen, eine Leitungsunterbrechung bedingenden Schädigung — einer Nervenfaser bemerkt man am peripheren Ende Quellung und Zerklüftung des Markmantels[1]). Seine Oberfläche erhält ein zackiges Aussehen. Es handelt sich offenbar zunächst um eine Lösung der vorhandenen physikalisch-chemischen Struktur. Sie wird unter gewöhnlichen Verhältnissen durch die vorhandenen Bedingungen gewährleistet. Die stattgehabte Verletzung muß diese so verändern, daß das Gefüge des Myelins seinen Zustand tiefgehend verändert. Bald folgen dann fermentative Vorgänge. Unter weitgehender, immer feiner werdender Verteilung der Myelintröpfchen kommt es zur Bildung von Abbaustufen aus dem Myelin. Sicherlich sind diese an den rein physikalisch-chemischen Vorgängen mit beteiligt. Ihr Auftreten in größerer Menge bedeutet ohne Zweifel eine Umstellung von sonst vorhandenen Bedingungen. Auch der Achsenzylinder zeigt Veränderungen. Er schwillt zunächst an. Seine Färbbarkeit nimmt ab. Im weiteren Verlauf der Degeneration des Achsenzylinders tritt Zerfall in immer kleiner werdende Teilstücke ein. Gleichzeitig zeigen die *Schwann*schen Zellen Erscheinungen einer lebhaften Tätigkeit. Man erkennt Mitosen in den zuvor vergrößerten Zellen. Es treten Zellteilungen ein. Die *Schwann*schen Zellen übernehmen die Funktion der Wegschaffung der aus dem Abbau der Marksubstanz und des Achsenzylinders hervorgehenden Trümmer[2]). Es ist unwahrscheinlich, daß eine den genannten Zellen ganz neue Leistung vorliegt, vielmehr spricht vieles dafür, daß die *Schwann*schen Zellen unausgesetzt an Stoffwechselvorgängen beteiligt sind, die sich in jenen Gebieten der Nervenfaser vollziehen, die sie umgeben. Es werden immer Abbau- und Aufbauvorgänge vor sich gehen. Die Schwannschen Zellen vermitteln in gewissem Sinne die Beziehungen zwischen dem Inneren der Nervenfaser und ihrer Umgebung. Erfolgt nun der Abbau in größerem Umfange, dann sind freilich die Ansprüche, die an die genannten Zellen gestellt werden, stark vermehrt. In Gestalt einer Selbstregulation erfolgt die Zellvermehrung. Bald bemerkt man *Schwann*sche Zellen, die ganz mit Material aus der zerfallenden Nervenfaser erfüllt sind. Man hat solche Zellen nach ihrem Aussehen K ö r n c h e n z e l l e n genannt. Sie übergeben aufgenommenes Material benachbarten Lymphräumen. Die genannten Zellen helfen jedoch nicht nur bei der Beseitigung von Trümmern mit, vielmehr beteiligen sie sich auch am

---

[1]) Vgl. u. a. *E. A. Spiegel:* Beitr. z. pathol. Anat. u. allg. Pathol. **70**. 215 (1922). — *A. P. Dustin* u. *G. van Gehuchten*: C. r. de la soc. de biol. **91**. 1437 (1924). — Nerven von Warmblütern lassen sich unter geeigneten Bedingungen stundenlang außerhalb des Körpers erregbar erhalten. Sie sind jedoch sehr empfindlich gegen allerlei Eingriffe, insbesondere gegen solche mechanischer Natur. Vgl. hierzu *A. Forbes* u. *L. H. Ray*: Americ. j. of physiol. **64**. 435 (1923). — [2]) *O. v. Büngner*: Beiträge zur Pathol. u. pathol. Anat. **10**. 321 (1891). — *H. Stroebe*: Ebenda. **13**. 160 (1893); Zbl. f. allg. Path. u. pathol. Anat. **6**. 849 (1895). — Vgl. auch *G. Mönckeberg* u. *A. Bethe*: Arch. f. mikrosk. Anatomie. **54**. 135 (1899). — *O. Schütte*: Zbl. f. allg. Pathol. u. path. Anat. 41 (1904). — Vgl. weitere Literatur und eine eingehende Schilderung aller die De- und Regeneration von Nervenbahnen betreffenden Fragen bei *J. Boeke:* Ergebnisse der Physiol. (herausgeg. von *Asher-Spiro*). **19**. 448 (1921).

Wiederaufbau der Nervenfaser. In Bälde bilden sie Zellstreifen, die bei der Regeneration der vom zentralen Nervenende nachwachsenden Nervenfasern eine bedeutsame Rolle spielen. Erfolgt diese nicht, dann gehen die angelegten Zellstreifen bald in ihrer Entwicklung zurück[1]).

Im Zentralnervensystem liegen die Verhältnisse im Prinzip gleich. An Stelle der *Schwann*schen Zellen sehen wir, wie schon S. 112 erwähnt, die ihnen homologen Gliazellen und insbesondere die Mikroglia in erhöhte Tätigkeit geraten. Auch sie nehmen Zerfallsprodukte auf. Bei jeder Form der Degeneration von Nervenfasern tritt der Umstand in Erscheinung, daß der Achsenzylinder widerstandsfähiger ist als ihre übrigen Anteile. Es kann die ganze Markscheide zugrunde gehen und der Achsenzylinder ganz oder auch nur teilweise von Veränderungen verschont bleiben.

Was nun die Regeneration von Nervenfasern anbetrifft, so sind die Anschauungen hierüber nicht einheitlich. Nach der einen Ansicht vollziehen sich vom zentralen Nervenstumpfende aus außerordentlich rasch Sprossungsvorgänge. Es weichen die Fibrillen auseinander[2]). Sie treiben Seitensprossen. Ferner gehen aus ihren Enden neue Fibrillenbündel hervor. All das ist in seinen Anfängen schon drei bis vier Stunden nach stattgehabter Nervenverletzung wahrnehmbar. Es wird nun angenommen, daß die sich bildende Nervenfaser im Bett der degenerierten peripheren Nervenbahn weiter wachse, bis das Erfolgsorgan bzw. die Erfolgszelle erreicht ist[3]). Dabei kann ein bestimmter Nerv veranlaßt werden, mit seinem zentralen Stumpf in das periphere Gebiet eines anderen hineinzuwachsen. Die Folge davon ist dann, daß jener Nerv Beziehungen zu Zellen gewinnt, die sonst nicht seinem Einflusse unterliegen. So hat man z. B. das zentrale Vagusende in das periphere Ende des Halssympathikus hineindringen lassen[4]). Von großem Interesse ist ferner, daß motorische Bahnen in sensible hineinwachsen können. So wurden z. B. der N. hypoglossus und N. lingualis durchschnitten und dann vom ersteren Nerven das periphere und vom letzteren das zentrale Ende in weitem Umfange entfernt. Es ergab sich bei geeigneter Lagerung der beiden Nervenanteile, daß der N. hypoglossus in die periphere Lingualisbahn hineinwuchs. Es wurden nicht

---

[1]) Vgl. über Nervenregeneration in Explantaten (Nervengewebskultur) bei *Paul B. Henriksen*: Acta chirurg. scandin. **53**. 265 (1921). — *W. Kolmer:* Anat. Anz. **59**. 455 (1924/25). — [2]) *Perroncito*: Arch. ital. de biol. **44**. (1905); Beitr. zur Path. u. pathol. Anat. **42**. (1907). — *Marinesco*: La cellule nerveuse. Paris 1909. — Weitere Angaben und Literaturstellen s. bei *A. Bethe*: Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems l. c. — *Max Bielschowsky* im Handbuch der Neurol. (herausg. von *M. Lewandowsky*). 47 ff. J. Springer, Berlin 1910. — [3]) Vgl. z. B. *Ranvier*: Leçons sur l'histologie du système nerveux. 1878. — *C. Vanlair*: Arch. de biol. **3**. 379 (1882); **6**. 232 (1885). — *Stroebe*: Beitr. zur Path. u. pathol. Anat. **13**. 160 (1893); Z. f. allg. Path. u. path. Anat. **6**. 849 (1895). — *S. Ramón y Cajal*: C. r. de la soc. de biol. 1905; Trab. del labor. de investig. biol. de la Univ. de Madrid. **18**. 275 (1920). — *J. Nageotte:* C. r. de l'acad. des scienc. **172**. 94 (1921). — *J. Boeke:* Brain. **44**. 1 (1921); Ergebnisse der Physiol. (herausg. von *Asher* und *Spiro*). **19**. 448 (1921). Hier finden sich weitere Literaturangaben. — [4]) *J. N. Langley*: Proceed. royal soc. **62**. 331 (1898). — *J. N. Langley* u. *H. K. Anderson*: J. of physiol. **31**. 365 (1904). — Vgl. auch *A. Bethe*: *Pflügers* Archiv. **116**. 379 (1907).

nur gröbere Faserbündel gebildet, sondern vielmehr auch feine und feinste. Im Epithel des von den Hypoglossusfasern erreichten Erfolgsorganes ließen sich Endnetze feststellen und auch Bildungen, die motorischen Endplatten ähnlich sahen[1]).

Wir haben nun bereits erfahren, daß die *Schwann*schen Zellen während des Wiederherstellungsprozesses Zeichen lebhafter Tätigkeit aufweisen. Sie vermehren sich und legen sich zum Teil in Gestalt von Zellbändern zusammen. Innerhalb dieser wachsen offenbar die neugebildeten Fibrillen weiter. Nach einer anderen Anschauung soll die Nervenregeneration ausschließlich von den *Schwann*schen Zellen aus erfolgen können, d. h. der von der Nervenzelle abgetrennte Nervenfaseranteil soll sich ohne Mitwirkung des zentralen Anteiles der Nervenbahn und der zugehörigen Nervenzelle neu bilden können[2]).

Wir sind auf die Vorgänge der Degeneration und Regeneration innerhalb des Gebietes des Nervensystems deshalb etwas ausführlicher eingegangen, weil versucht worden ist, von beiden Vorgängen aus die Richtigkeit der Neuronentheorie zu beweisen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß vieles dafür spricht, daß der Nervenzelle beim Vorgang der Regeneration der Nervenfaser und insbesondere der Fibrillen eine besondere Bedeutung zukommt, dagegen vermag sie jene nicht allein zu vollbringen. Auch die *Schwann*schen Zellen müssen mitwirken. Sie erstellen offenbar die Markscheide, und ihrer Tätigkeit ist es zu verdanken, daß die vom zentralen Stumpf auswachsenden Fibrillen den Weg zur Erfolgszelle finden.

Wir haben bereits hervorgehoben, daß, was ja an und für sich ganz selbstverständlich ist, das Nervensystem einen Stoffwechsel aufweist. Überall da, wo sich Zellen finden, vollziehen sich auch Umsetzungen. Es ist ein besonders reizvolles Problem, ausfindig zu machen, mit welchem Material die einzelnen Anteile des Nervensystems ihre Tätigkeit vollziehen. Zunächst fällt auf, daß sein Baumaterial ein ganz besonderes ist. Wir treffen neben Mineralstoffen[3]), Wasser, Proteinen[4]), Kohlenhydraten und Fetten u. s. w. in ganz besonders großen Mengen auf Vertreter der Phosphatide, der Sterine u. s. w. Von den ersteren sind besonders das Lezithin, Kephalin und das Sphingomyelin[5]) hervorzuheben. Von ganz besonderem Interesse sind ferner die Zerebroside[5]). Es ist selbstverständlich, daß die besonderen Funktionen des Nervensystems in engster Beziehung zu dem besonderen Bau seiner Anteile stehen. Leider ist es bis heute nicht geglückt, diese aufzuklären, wie denn überhaupt die Verknüpfung von besonderem Zellgeschehen mit bestimmten physikalisch-chemischen

---

[1]) Vgl. hierzu *J. Boeke*: *Pflügers* Archiv. **151**. 57 (1913). — Vgl. auch zu dem ganzen Problem der Nervenregeneration: *J. F. Tello*: Gegenwärtige Anschauungen über den Neurotropismus (übersetzt von *E. Herzog*). J. Springer, Berlin 1923. — [2]) *J. M. Philipeaux* u. *A. Vulpian*: J. de la physiol. **3** (1860); **6**. 421, 474 (1863). — *D. Barfurth*: Anat. Hefte. II. Abt. Ergebnisse **22**. 502 (1916). — *A. Bethe*: Arch. f. Psychiatrie. **34**. Heft 3 (1901). — *Spielmeyer*: Z. f. Neurol. u. Psychiatrie. **36**. 421 (1917). — *Edinger*: Deutsch. Z. f. Nervenheilk. **58**. 1 (1918). — [3]) Physiologische Chemie II, Vorlesung 11. — [4]) Über den Gehalt an Aminosäuren vgl. *Emil Abderhalden* u. *A. Weil:* Z. f. physiol. Chemie. **81**. 220 (1912). — [5]) Physiologische Chemie I, Vorlesung 13.

und chemischen Zellstrukturen noch sehr lose gefügt ist und infolge Mangels an bestimmten Beweisen noch ein weites Gebiet von Spekulationen darstellt. Wie alle Zellarten, besitzen auch die am Aufbau des Nervensystems beteiligten Zellen jene Werkzeuge, die zur Bildung und zur Zerlegung von Zellbestandteilen erforderlich sind. Überall, wo wir auf zusammengesetzte Verbindungen treffen, dürfen wir annehmen, daß auf sie eingestellte Fermente zugegen sind. So treffen wir, um nur eines hervorzuheben, auf solche, die Zerebroside auf- und abbauen können. Weiterhin wissen wir, daß die Zellen des Nervengewebes Energie aus organischem Material erschließen können. Es drängt sich uns der Wunsch nach tieferem Einblick in die energetischen Leistungen des Nervengewebes auf. Auf der einen Seite möchten wir gerne erfahren, mit welchem Energiematerial es arbeitet, und auf der anderen interessieren uns insbesondere quantitative Beziehungen zwischen bestimmten Leistungen des Zentralnervensystems und der dazu erforderlichen Energiemenge. Wir sind diesem letzteren Probleme bereits begegnet, als wir uns über den Einfluß der geistigen Arbeit auf den Gesamtstoffwechsel unterhielten[1]). Wir erfuhren, daß wohl ein solcher vorhanden ist, jedoch läßt er sich deshalb nicht genau abgrenzen, weil man nicht von einem bekannten Grund- bzw. Ruheumsatz des Nervengewebes ausgehen kann. Es fehlt in gewissem Sinne die Nullinie. Dazu kommt, daß die Masse des Nervengewebes gegenüber derjenigen der übrigen Organe (Muskeln!) stark zurücktritt.

Eingehend studiert worden ist die Frage nach Stoffwechselvorgängen allgemeiner und bestimmter Art innerhalb des Nervengewebes[2]). Zunächst ist bemerkenswert, daß die Nervenzelle bzw., allgemeiner ausgedrückt, die graue Substanz des Zentralnervensystems gegenüber Sauerstoffmangel ganz außerordentlich empfindlich ist. Auch der periphere Nerv bedarf zur Aufrechterhaltung seiner Funktionen des Sauerstoffs[3]). Schon die Art der Blutversorgung der weißen und grauen Substanz des Nervensystems weist darauf hin, daß der Stoffwechsel in beiden ein verschieden intensiver ist. Die letztere hat eine viel reichlichere Blutzufuhr als die erstere. Während periphere Nerven sich außerhalb des Organismus ohne besondere Maßnahmen einige Zeit im erregbaren Zustand erhalten lassen, ist das unter den gleichen Bedingungen bei zentralen Teilen des Nervensystems nicht der Fall[4]). Es gelingt jedoch, auch sie längere Zeit über-

---

[1]) Physiologische Chemie II, Vorlesung 30. — Vgl. auch *Chlopin* u. *Okunewsky:* Arch. f. Hygiene. **21**. 317 (1922). — *L. v. Liebermann:* Biochem. Z. **173**. 181 (1926). — [2]) Vgl. *L. Haberlandt*: Über Stoffwechsel und Ermüdbarkeit der peripheren Nerven. Sammlung anat. u. physiol. Vorträge u. Aufsätze (herausg. von *Gaupp* u. *Trendelenburg*). H. 29. G. Fischer, Jena 1916. — [3]) *H. v. Baeyer*: Z. f. allg. Physiol. **2**. 169 (1903). — *F. W. Fröhlich*: Ebenda. **3**. 131 (1904). — *H. Fillié*: Ebenda. **8**. 492 (1908). — *Max Verworn*: Erregung und Lähmung. Gustav Fischer, Jena 1914. — *A. Gottschalk*: Ebenda. **16**. 513 (1914); **18**. 341 (1919); **19**. 80 (1919). — *Hans Winterstein*: *Pflügers* Archiv. **198**. 504 (1923). — [4]) Besonders empfindlich ist in dieser Hinsicht das Nervengewebe der Warmblüter. Auch innerhalb des Organismus belassen, verliert es nach eingetretenem Tod bald seine Erregbarkeit und Leistungsfähigkeit. Vgl. u. a. *A. Forbes* u. *L. H. Ray*: Americ. j. of physiol. **64**. 435 (1923).

lebend zu erhalten, wenn für die Zufuhr einer geeigneten Durchspülungsflüssigkeit gesorgt wird. Wurde z. B. bei jungen Katzen eine sauerstoffgesättigte Lösung von 0·9% NaCl und 0·05% $CaCl_2$ durch das Zentralnervensystem geleitet, dann blieb dieses 2—3 Stunden erregbar[1]). Besonders schädlich für Nervengewebe hat sich Kalium erwiesen.

Es sei zunächst Versuchen gedacht, die zum Ziel hatten, den Gaswechsel des Zentralnervensystems und der peripheren Nerven zu verfolgen. Beim Frosch wurde gefunden, daß 10 *mg* des N. ischiadicus $5{\cdot}5 \cdot 10^{-7}$ *g* CO_2 in 10 Minuten bei einer Temperatur von 19—20° bilden[2, 3]). Wurde der Nerv gereizt, dann stieg die Kohlensäureabgabe auf $14{\cdot}2 \cdot 10^{-7}$ *g*. Der Sauerstoffverbrauch des isolierten Froschrückenmarkes betrug pro Gramm 300—370 mm^3 in der Stunde[4]). Auch beim Warmblüter (Meerschweinchen) ließ sich Sauerstoffverbrauch durch Gewebe des Zentralnervensystems nachweisen. Es zeigte sich, daß das Gehirn wesentlich mehr Sauerstoff verbraucht als das Rückenmark[5]). Es ist der Sauerstoffverbrauch pro Gramm und Stunde für das erstere auf 1·6 cm^3 und für das letztere auf 1·2 cm^3 berechnet worden. Diese Zahlen bedeuten sicherlich nur Minimalzahlen. In Wirklichkeit ist der Sauerstoffverbrauch ohne Zweifel höher. Bei einem an und für sich so empfindlichen Gewebe, wie es das Nervengewebe darstellt, leiden die Stoffwechselvorgänge bald, wenn die natürlichen Verhältnisse, wie es bei den angeführten Versuchen der Fall war, mehr oder weniger stark gestört werden. Wurde mittels Urethans narkotisiert, dann sank der Sauerstoffverbrauch um etwa 20%. Bei Anwendung von Chloralhydrat fiel er um 30%.

Es ist weiterhin versucht worden, festzustellen, welche Stoffe im Nervensystem umgesetzt werden, und was aus ihnen wird. Zunächst konnte gezeigt werden, daß das Nervengewebe Glykogen[6]) bildet und speichert[7]). Das überlebende, in sauerstoffgesättigter, isosmotischer Kochsalzlösung aufbewahrte Zentralnervensystem des Frosches zeigt rasche Abnahme des Glykogengehaltes. Sauerstoffmangel und Narkose mit 1%igem Urethan hemmen sie. Das gleiche konnte an peripheren Nerven beobachtet werden. Insulin setzt in größeren Dosen den Kohlenhydratgehalt des genannten Gewebes stark herab. Bei geringerer Konzentration an Insulin wurde eine bedeutende Zunahme an Glykogen und auch an Zerebrosiden beobachtet. Sie fällt noch größer aus, wenn man zugleich Zucker zuführt oder Reize ausübt. Besonders wirksam sind

---

[1]) *K. Unger*: Biochem. Z. **61**. 103 (1914). — *P. Gerlach*: Ebenda. **61**. 125 (1914). — [2]) *Sh. Tashiro*: Americ. j. of physiol. **32**. 107 (1913). — Vgl. auch *T. Thunberg*: Zbl. f. Physiol. **18**. 553 (1904); Skand. Arch. f. Physiol. **17**. 74 (1905). — [3]) *G. H. Parker*: J. general physiol. **7**. 671 (1925); **8**. 21 (1925); **9**. 191 (1925). — [4]) *H. Winterstein*: Z. f. allg. Physiol. **6**. 315 (1907); Zbl. f. Physiol. **21**. 869 (1908). — *A. A. R. Polee*: Arch. néerl. de physiol. **3**. 190 (1919). — *E. Bass*: Z. f. Biol. **78**. 161 (1923). — [5]) *E. Bass*: Z. f. Biol. **78**. 161 (1923). — [6]) *L. Asher* u. *K. Takahashi*: Proceed. of the soc. f. experim. biol. a. med. **22**. 238 (1925). — *K. Takahashi*: Biochem. Z. **159**. 484 (1925). — *B. E. Holmes* u. *E. G. Holmes*: Biochem. J. **19**. 492 (1925). — *H. Winterstein* u. *Else Hirschberg*: Biochem. Z. **159**. 351 (1925). — Vgl. auch *J. Athanasiu*: *Pflügers* Archiv. **74**. 561 (1899). — *B. Schöndorff*: *Pflügers* Archiv. **99**. 191 (1903). — [7]) Das Kleinhirn soll sich vom Großhirn in Hinsicht auf den Kohlenhydratstoffwechsel unterscheiden. Vgl. hierzu *B. Kobori*: Biochem. Z. **173**. 166 (1926). — Narkose setzt den Glykogengehalt des Nervengewebes herab. Vgl. hierzu *S. Uchida*: Biochem. Z. **167**. 9 (1926).

in der genannten Richtung beide Einflüsse — Zuckerzufuhr und Reiz[1]). Weiterhin konnte gezeigt werden, daß vom überlebenden Froschrückenmark pro Gramm in 24 Stunden aus einer 0·2%igen Zuckerlösung 4 *mg* verwendet wurden[2]). Bei Sauerstoffausschluß hörte der Zuckerverbrauch auf. Er wird ferner durch Narkotika herabgesetzt. Wird das Nervengewebe gereizt, dann steigt er stark an. Am günstigsten erwies sich Glykose als Substrat und Energiequelle. Es wurden jedoch auch Fruktose, Galaktose und Milchzucker verwendet[3]). In Übereinstimmung mit der Vorstellung, daß am Umsatz der Kohlenhydrate in erster Linie Ganglien- und Gliazellen beteiligt sind, ergab sich, daß die graue Substanz eine viel stärkere Glykolyse aufweist als die weiße[4]).

Das Studium des Fettstoffwechsels ergab, daß er nur bei Sauerstoffzufuhr erfolgt[5]). Im erregten Zustand steigt er ganz wesentlich an. Sein Umfang läßt sich durch Zufuhr von Zucker einschränken. Von größtem Interesse ist die Beobachtung, daß im erregten Zustand bei Zufuhr von Traubenzucker der sonst zu beobachtende gesteigerte Fettumsatz fortfällt.

Weitere Forschungen galten dem Phosphor- und Stickstoffstoffwechsel. Zunächst interessiert der Befund, daß der Phosphorgehalt des Gehirns etwa halb so groß ist, wie der des Rückenmarks, und in diesem selbst ist er wiederum in der oberen Hälfte geringer als in der unteren[6]). In Ruhe läßt sich am überlebend erhaltenen Zentralnervensystem des Frosches ein Phosphorverlust von etwa 15—16% seines Phosphorgehaltes nachweisen. Bei Ausschluß von Sauerstoff unterbleibt er, auch wird er in Narkose (Urethan) vermindert. Bei Reizung wird der Phosphorstoffwechsel etwa auf das Doppelte gesteigert[7]). Durch Zufuhr von Kohlenhydraten (Galaktose, Lävulose), von Zerebrin, Gehirnlezithin konnte der Phosphorverlust eingeschränkt bis aufgehoben werden[8]). Auch die peripheren Nerven zeigen im erregten Zustand einen Phosphorumsatz[9]).

Was nun den Stickstoffstoffwechsel des Nervengewebes anbetrifft, so sind unsere Kenntnisse darüber noch in vieler Hinsicht gering. Sicher steht fest, daß am Stoffwechsel des Ruhe- und vor allem des erregten Zustandes stickstoffhaltige Substanzen teilnehmen[10]). Es entsteht die Frage, ob es sich dabei um Stoffe handelt, die der Gruppe der Proteine angehören oder aber, ob es Phosphatide sind[11]), die zu einer Bildung von

---

[1]) Vgl. zu diesen Beobachtungen *H. Winterstein* u. *E. Hirschberg*: Biochem. Z. **159**. 351 (1925). — [2]) *H. Winterstein* u. *E. Hirschberg*: Z. f. physiol. Chemie. **100**. 185 (1918); **101**. 212, 248 (1919). — [3]) Vgl. hierzu auch *O. Warburg, R. Posener* u. *E. Negelein:* Biochem. Z. **152**. 331 (1924). — *R. J. Loebel:* Ebenda. **161**. 219 (1925). — *J. Wohlgemuth* u. *Y. Nakamura:* Ebenda. **175**. 233 (1926). — [4]) Vgl. hierzu *O. Warburg, R. Posener* u. *E. Negelein:* Biochem. Z. **152**. 331 (1924). — *J. Wohlgemuth* u. *Y. Nakamura:* Ebenda. **175**. 233 (1926). — [5]) *Else Hirschberg* u. *Hans Winterstein:* Z. f. physiol. Chemie. **105**. 1 (1919). — Vgl. auch ebenda. **108**. 21 (1919). — [6]) *E. Hecker* u. *Winterstein*: Z. f. physiol. Chemie. **128**. 302 (1923). — [7]) *Elisabeth Hecker*: Z. f. physiol. Chemie. **129**. 26 (1923). — [8]) *E. Hecker*: Z. f. physiol. Chemie. **129**. 205 (1923). — [9]) *E. Hecker*: Z. f. physiol. Chemie. **129**. 220 (1923). — [10]) *E. Hirschberg* u. *H. Winterstein*: Z. f. physiol. Chemie. **101**. 212 (1918); **108**. 27 (1919). — [11]) *E. Hirschberg* u. *H. Winterstein*: Z. f. physiol. Chemie. **105**. 1 (1919); **108**. 10. 21 (1919). — *E. Hecker* und *H. Winterstein:* Ebenda. **129**. 205 (1923).

stickstoffhaltigen Stoffwechselprodukten führen. Die letzteren können an und für sich den Phosphor- und den Stickstoffstoffwechsel bestreiten und dazu noch Fettsäureester zur Verfügung stellen, d. h. am Fettstoffwechsel teilnehmen. Die genauere Untersuchung des Umsatzes stickstoffhaltiger Produkte im Nervengewebe hat gezeigt, daß neben Phosphatiden auch Eiweißstoffe und ihre Abkömmlinge Verwendung finden[1]). Von stickstoffhaltigen Stoffwechselprodukten konnte bis jetzt sowohl im peripheren als im zentralen Nervensystem Ammoniak nachgewiesen werden[2]). Seine Menge steigt im erregten Zustand des Nervengewebes außerordentlich stark an. Es gilt dies jedoch nach den bisher vorliegenden Beobachtungen nur für den peripheren Nerven. Das isolierte Rückenmark zeigt eine geringere Ammoniakabgabe. Narkose mit 1%iger Urethanlösung unterdrückt die Ammoniakbildung in peripheren Nerven und im zentralen Nervensystem. Es liegen endlich noch Beobachtungen über Beeinflussungen des Umsatzes stickstoffhaltiger Produkte durch stickstofffreie Nahrungsstoffe, wie Dextrose und Galaktose, vor. Während die erstere den Stickstoffstoffwechsel einschränkte, war das bei der Galaktose nicht der Fall. Auch Aminosäuren, Zerebrin, Phosphatide zeigten eine deutliche Sparwirkung in Hinsicht auf den Umsatz stickstoffhaltigen Gewebsmateriales[3]).

Leider sind unsere Kenntnisse über den Mineralstoffwechsel innerhalb des Nervengewebes außerordentlich dürftig[4]). Daß Ionen bestimmter Art in einem bestimmten Mengenverhältnis von ausschlaggebender Bedeutung für die Struktur des Nervengewebes sind und auch eine bestimmte p_H-Konzentration gewahrt sein muß, um es funktionsfähig zu erhalten, ist selbstverständlich. Es ist insbesondere das Verhältnis der Alkali- und Erdalkali-Ionen zueinander, das für den Strukturzustand, insbesondere auch des Myelins maßgebend ist[5]). Wir kommen auf diese wichtige Feststellung noch eingehender zurück.

Obwohl wir zur Zeit außerstande sind, aus den erwähnten Befunden über im Nervengewebe sich vollziehende Stoffwechselvorgänge Beziehungen bestimmter Art zu seinen Funktionen etwa in der Gestalt abzuleiten, daß wir aussagen könnten, daß bestimmte seiner Leistungen mit dem Energieinhalt dieses oder jenes Substrates durchgeführt werden, sind wir dennoch abweichend von unserer sonstigen Darstellungsart der besonderen Funktionen und des besonderen Geschehens in den einzelnen Gewebs- und Zellarten auf all das eingegangen, was wir im Augenblick über den Stoffwechsel des erwähnten Gewebes wissen. Unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete bilden die Grundlage für weitere Forschungen. Wir dürfen die Hoffnung nicht aufgeben, daß es gelingen wird, tieferen Einblick in jene Stoffumsetzungen zu gewinnen, die unmittelbar mit den besonderen Funktionen der einzelnen Anteile des Nervensystems verknüpft sind. Das, was wir über solche oben mitgeteilt

---

[1]) Vgl. *Hans Winterstein* u. *Else Hirschberg:* Biochem. Z. **167**. 401 (1926). — [2]) *S. Tashiro*: Americ. j. of. physiol. **60**. 519 (1922). — *Hans Winterstein* u. *Else Hirschberg*: Biochem. Z. **156**. 138 (1925). — [3]) *Else Hirschberg* u. *Hans Winterstein*: Z. f. physiol. Chemie. **108**. 9 (1919/20). — [4]) Vgl. z. B. *J. S. Macdonald* u. *F. F. Finch:* Proceed. physiol. soc. XXXVIII; J. of physiol. **35**. Nr. 5/6 (1907). — [5]) Vgl. hierzu *G. Ettisch* u. *J. Jochims: Pflügers* Archiv. **215**. 519 (1927).

haben, unterscheidet sich nicht wesentlich von den Stoffwechselvorgängen, die sich auch in anderen Geweben vollziehen. Immerhin ist es von größtem Interesse, daß sich die Steigerung der Leistungen des Nervengewebes an einer Zunahme des Stoffwechsels verfolgen läßt. In diesem Zusammenhange sei der bedeutsamen Feststellung gedacht, daß der periphere Nerv im Zustand der Erregung eine vermehrte Wärmebildung zeigt[1]). Dieser Nachweis stellt eine wichtige Ergänzung zum Befund eines gesteigerten Sauerstoffverbrauchs und eines vermehrten Stoffumsatzes dar.

A priori ist man geneigt, anzunehmen, daß innerhalb jeder Gewebs- bzw. Zellart — wir verstehen unter der letzteren nicht ohne weiteres eine Einzelzelle, vielmehr ein System von solchen gleicher Art — den besonderen Funktionen auch besondere chemische und physikalisch-chemische Vorgänge entsprechen. Sie ausfindig zu machen, gehört zu den schwierigsten Aufgaben unserer ganzen Forschung. Sicher steht fest, daß in allen Zellarten gewisse grundlegende Stoffwechselvorgänge in gleicher Weise verlaufen. Das Nervengewebe macht davon keine Ausnahme. Überblicken wir das oben Mitgeteilte, dann erkennen wir zunächst die große Bedeutung des Sauerstoffes für den Ablauf der einzelnen Stoffwechselvorgänge[2]). Fehlt er, dann kommen diese zum Stillstand. Zugleich erlöschen die Funktionen der einzelnen Anteile des Nervensystems. Eine besondere Note erhält der Stoffumsatz in ihm durch die starke Vertretung von Angehörigen der Klasse der Phosphatide unter den Inhaltsstoffen seiner peripheren und zentralen Anteile. Weiterhin ist gewiß von größtem Interesse, daß, wie wiederholt erwähnt, die Stoffwechselvorgänge während des erregten Zustandes ganz außerordentlich gesteigert sind. Es ergibt sich daraus die Forderung, daß jede Vorstellung, die sich mit dem Wesen der Erregung befaßt, diesen Umstand zu berücksichtigen hat. Es interessiert uns hierbei nicht nur der stoffliche Umsatz, vielmehr erkennen wir in ihm auch die Bestreitung der Energielieferung. Schließlich fesselt unser Interesse in hohem Grade der Umstand, daß ganz offenbar auch im Nervensystem die Kohlenhydratgruppe und insbesondere der Traubenzucker eine zentrale Stellung einnimmt, und zwar bezieht sich das offenbar in erster Linie auf die Energielieferung.

In diesem Zusammenhange sei kurz erwähnt, daß versucht worden ist, in Ruhe und in Tätigkeit befindliches Nervengewebe von morphologischen Gesichtspunkten aus zu charakterisieren. Es sei in dieser Hinsicht an Beobachtungen erinnert, die an Drüsenzellen in verschiedenen Stadien ihrer Funktionen gemacht worden sind[3]). Es ist festgestellt worden, daß in Nervenzellen während des sog. Ruhestadiums — ein wirklicher Ruhezustand, d. h. eine völlige Stillegung aller Funktionen, ist nie vorhanden, wie das schon der Umstand lehrt, daß auch in ihm Stoffwechselvorgänge nachweisbar sind — Stoffe gespeichert werden,

---

[1]) Vgl. *A. C. Downing, R. W. Gerard* u. *A. V. Hill:* Proceed. of the royal soc. **100** (B). 223 (1926). — [2]) Vgl. hierzu auch *Torsten Thunberg*: Skand. Arch. f. Physiol. **43**. 275 (1923). *Thunberg* vermochte in der Nervensubstanz die zur Oxydation bzw. Dehydrogenisierung von Verbindungen, wie Glutaminsäure, α-Ketoglutarsäure, Bernsteinsäure, Fumarsäure, Milchsäure, erforderlichen Fermente nachzuweisen. — [3]) Vgl. Physiologie I, Vorlesung 4, 6, 7 u. s. w.

die bestimmte Farbstoffe stark annehmen[1]). Sie werden während der Tätigkeit verbraucht. Wir haben dieser Beobachtung schon gedacht, als wir S. 107 von den *Nissl*schen Körperchen sprachen. Auch sind Veränderungen am Kerne beobachtet worden. Vor allem sind auch die peripheren Nerven auf ihr Aussehen bei verschiedenem Funktionszustand geprüft worden. Leider verfügen wir zur Zeit über keine Methoden, die gestatten, feinsten Strukturveränderungen des unversehrten Nerven in seinem natürlichen Zustande zu folgen. Es liegen Beobachtungen über die Kaliumverteilung im erregten und nichterregten Zustand vor[2]), und ferner wurden an nachträglich fixierten Präparaten Veränderungen im Netzwerk des Neurokeratins beobachtet. Es ist beim gereizten Nerven weitmaschiger[3]). Diese Feststellung ist insofern von großem Interesse, als sie darauf hinweist, daß während des Zustandes der Erregung die Markscheide in irgendeiner Weise an den im Achsenzylinder (Fibrillen, Plasma) stattfindenden Änderungen teilnimmt. Wahrscheinlich kommt in der beobachteten Änderung des Aussehens des Neurokeratingerüstes eine Zustandsänderung von im kolloiden Zustand befindlichen Teilchen der Markscheide zum Ausdruck, und diese wiederum weist auf Austauschvorgänge zwischen Bestandteilen des Achsenzylinders und der letzteren hin, und zwar dürfte es sich um Verschiebung von Ionen handeln.

Von besonderem Interesse sind Beobachtungen der folgenden Art. Es ist geglückt, innerhalb lebender Organismen Anteile des Nervensystems durch bestimmte Farbstoffe kenntlich zu machen. An Corethra plumicornis ließ sich feststellen[4]), daß das mit Methylenblau versehene Bauchganglion, als das Tier sich bewegte, plötzlich in einzelnen Anteilen blau gefärbt wurde, ein Zeichen dafür, daß in ihm Oxydoreduktionsvorgänge in Gang kamen. Bei Daphnia magna gelang es sogar, nicht nur dem Nervengewebe angehörige Anteile im allgemeinen mittels bestimmter Farbstoffe im lebenden Tier von der Umgebung abzugrenzen, vielmehr ließ sich darüber hinaus zeigen, daß bei geeigneter Wahl der Farbstoffe einzelne Nervenbezirke und -zentren sich durch ihr besonderes Verhalten anderen gegenüber als in ihrer „Konstitution" verschieden charakterisieren lassen[5]). Derartige Beobachtungen sind von größtem Interesse und lassen die Hoffnung eines tieferen Eindringens in die, verschiedenen Funktionszuständen entsprechenden Vorgänge im Nervengewebe keimen.

Es ist von mehreren Gesichtspunkten aus von grundlegender Bedeutung, Methoden ausfindig zu machen, die uns gestatten, die Frage zu entscheiden, o b e i n e b e s t i m m t e N e r v e n b a h n s i c h i m e r r e g t e n o d e r r u h e n d e n Z u s t a n d b e f i n d e t. Es kann die Frage auftauchen, ob bei einer bestimmten Funktion dieser oder jener Nerv beteiligt ist. Unser Bestreben ist, den Funktionszustand von

[1]) Vgl. z. B. *C. F. Hodge*: J. of morphol. **7**. 95 (1892); J. of physiol. **17**. 129. (1894). — *F. Vas*: Arch. f. mikrosk. Anat. **40**. 375 (1892). — *F. Nissl*: Allg. Z. f. Psychiatrie. **52**. 1147 (1896); **54**. 1 (1898). — [2]) *J. S. Macdonald* u. *F. F. Finch:* Proceed. physiol. soc. XXXVIII, J. of physiol. **35**. Nr. 5/6 (1907). — [3]) *Hans Stübel*: *Pflügers* Archiv. **194**. 1 (1913); **153**. 111 (1913); **155**. 391 (1914). — [4]) *W. Kolmer*: Biol. Zbl. **24**. 221 (1904). — [5]) *Rud. Keller* u. *Jos. Gicklhorn*: J. f. Psychol. und Neurol. **32**. 64 (1925).

Nerven und Nervengewebe unter möglichst natürlichen Verhältnissen zu beobachten. Das ist nun zur Zeit weder mit Methoden möglich, die zum Ziele haben, morphologischen Veränderungen zu folgen, noch solchen, die den Stoffwechsel in seiner Quantität und Qualität zu erfassen suchen. Es verbleibt nur eine Methode, die wir bereits mehrfach besprochen haben, nämlich die Feststellung von Potentialunterschieden. Es ist der Nachweis von Erregungs- bzw. Aktionsströmen, der uns Kunde von bestimmtem Geschehen innerhalb von Nerven gibt[1]). Es sei gleich bemerkt, daß, wie wir übrigens schon genugsam erörtert haben, in den Erregungsströmen keine Erscheinung vorliegt, die für das Nervensystem charakteristisch ist. Es geht dies ohne weiteres daraus hervor, daß wir seinerzeit z. B. erwähnten, daß sich solche — Sekretionsströme genannt — von Drüsen im Zustand der Tätigkeit von Zellgebieten ableiten lassen[2]). Ferner erfuhren wir, daß sich Erregungsströme in tätigen Muskeln nachweisen lassen. Es sei z. B. an das Elektrokardiogramm[3]) erinnert. Wir sprachen ferner von Netzhautströmen[4]) und erörterten ihre Entstehungsweise. An dieser Stelle interessiert uns ganz besonders das Auftreten von synchron mit den Atembewegungen sich vollziehenden Stromschwankungen im N. vagus. Wir sprachen von einem Elektrovagogramm[5]). Hier haben wir den Fall vor uns, daß sich mittels des Nachweises von Erregungsströmen der Beweis führen läßt, daß eine bestimmte Nervenbahn bei der Durchführung einer bestimmten Funktion — im vorliegenden Fall der Atemphasen — beteiligt ist. Es sei weiterhin auf jenen Versuch verwiesen, der die Entscheidung bringen sollte, ob der N. vestibularis bei der Einwirkung von Schallwellen in Tätigkeit gerät[6]). Auch hier war das Auftreten oder Nichtauftreten von Potentialunterschieden der Prüfstein für die Erregbarkeit des genannten Nerven von den zugehörigen Sinneszellen aus durch den genannten Reiz. Noch ein anderes Beispiel lernten wir bei der Besprechung der psychogalvanischen Reaktion kennen[7]). Bei dieser Gelegenheit haben wir nach der Ursache des beobachteten und in so mannigfacher Weise beeinflußbaren Phänomens gefragt und mitgeteilt, daß unter dem Einfluß von Nerven die Durchlässigkeit von Hautzellen zunimmt, und so Bedingungen geschaffen werden, die einer Verschiebung von vorhandenen Ionengleichgewichten günstig sind.

Wir wollen uns zunächst mit der Feststellung begnügen, daß Nerven im erregten Zustand einen Erregungsstrom aufweisen, und ferner die erregten Stellen sich gegenüber den nichterregten negativ verhalten, und uns erst dann der Frage nach dem Wesen seines Zustandekommens zuwenden, nachdem wir uns mit weiteren Ergebnissen der experimentellen Erforschung der Tätigkeit des Nervensystems und insbesondere der Nerven bekannt gemacht haben. Wir wissen, daß einerseits im Anschluß an Impulse, die zentral (Großhirnrinde) zur Einwirkung gelangen, und andererseits anschließend an irgendwelche

[1]) Vgl. hierzu u. a. *J. Byrne* u. *Wm. Einthoven:* Americ. j. physiol. **65**. 350 (1923). — [2]) Physiologie I, S. 61. — [3]) Physiologie II, S. 240. — [4]) Physiologie III, S. 142. — [5]) Physiologie II, S. 406. — Vgl. ferner *F. Verzár* u. *F. Péter: Pflügers* Archiv. **212**. 24 (1926). — [6]) Physiologie III. S. 591. — [7]) Physiologie I. S. 428.

adäquate (eventuell auch inadäquate) Reize innerhalb der in Frage kommenden Systeme des Nervensystems ein Zustand hervorgerufen wird, der als der erregte bezeichnet worden ist. Der Umstand, daß vom Einwirkungsort von Impulsen bzw. Reizen entfernt liegende Anteile von Geweben unter ihrem Einfluß Veränderungen aufweisen, die dem erregten Zustand eigen sind, beweist, daß es zu einer Fortleitung der Erregung kommt, d. h. bestimmte Anteile des Nervensystems besitzen nicht nur die Eigenschaft, unter bestimmten Einflüssen in den erregten Zustand überzugehen, vielmehr kommt ihnen außerdem noch die Fähigkeit des Leitungsvermögens für diesen zu. Es sei hier gleich bemerkt, daß diese beiden Eigenschaften dem Nervengewebe nicht eigentümlich sind, vielmehr treffen wir überall da, wo Protoplasma vorhanden ist, d. h. bei jeder Zelle, auf Erscheinungen, die dem ruhenden und erregten Zustand entsprechen. Weiterhin haben wir bei der Besprechung des Wesens der automatischen Herzbewegung das aus myoidem Gewebe bestehende Reizleitungssystem kennengelernt und dabei erfahren, daß in diesem eine Erregungsleitung stattfindet[1]). Ferner vernahmen wir, daß ganz allgemein innerhalb von Muskeln der erregte Zustand sich fortpflanzen kann.

Wir können uns mit der Tatsache, daß Nervengewebe mit seinen Anteilen im Anschluß an Reize einen besonderen Zustand erkennen läßt, und dieser sich ausbreitet, nicht zufrieden geben. Wir wollen erfahren, in welcher Weise sich der erregte vom unerregten Zustand unterscheidet. Ferner interessiert es uns, zu erfahren, ob sich die Fortpflanzungsgeschwindigkeit einer Erregung feststellen läßt. Weiterhin drängt sich uns die Frage auf, ob innerhalb der einzelnen Systeme des Nervengewebes die Richtung, in der eine Erregung weitergeleitet wird, festgelegt ist. Wir haben erfahren, daß es solche gibt, innerhalb derer Erregungen zentripetal geleitet werden, während in anderen, wie der Erfolg lehrt, solche zentrifugal zur Weiterleitung kommen. Wir sprachen von sensiblen und motorischen Systemen und insbesondere auch von entsprechenden Bahnen. Hier sei eingeschaltet, daß an Stelle der Bezeichnungen sensibel und motorisch auch die Ausdrücke rezeptorisch und effektorisch verwendet werden[2]). Die Bezeichnung sensibel steht in Beziehung zu Empfindungen, und die Bezeichnung motorisch erinnert unwillkürlich an Beziehungen zur Muskulatur. Nun wissen wir, daß „sensible" Bahnen fortwährend in Tätigkeit sind, ohne daß es zu Empfindungen kommt. Es sei an die Reflexvorgänge erinnert. Ferner ist uns bekannt, daß es „motorische" Bahnen gibt, die in Beziehung zu Drüsenzellen stehen — sekretorische Bahnen genannt. Es ist ohne Zweifel an und für sich richtiger, die Bezeichnung der einzelnen Nervenbahnen ganz allgemein so zu wählen, daß sie weder etwas über Funktionen aussagt, die nicht immer in Frage kommen, noch ungenügend umfassend ist. Auf der anderen Seite gibt es jedoch auch ein Recht der Gewohnheit! Wir

[1]) Physiologie II, Vorlesung 10. — [2]) Vgl. *Beer, Bethe* u. *v. Uexküll*: Biol. Zbl. **19**. 517 (1899).

verwenden die Bezeichnungen sensibel und motorisch und denken dabei zunächst weder im ersteren Falle an Empfindungen, noch im letzteren an Muskeltätigkeit, vielmehr beherrscht uns die Vorstellung zentripetaler (afferenter) und zentrifugaler (efferenter) Leitung. Wir wollen deshalb die alten Bezeichnungen beibehalten, jedoch mit allem Nachdruck auf das eben Dargelegte hinweisen.

Das Problem, das uns zunächst fesselt, ist, ob die physiologische Leistung der Nerven in bezug auf ihre Funktion, Erregungen zu leiten, darin begründet ist, daß Vorrichtungen getroffen sind, die für ihre Fortpflanzung richtunggebend sind. Wir haben diese Frage bereits S. 11 dahin beantwortet, daß in den peripheren Nervenbahnen ein doppelsinniges Leitungsvermögen vorhanden ist[1]). Wir haben schon damals angedeutet, daß weitere Beobachtungen vorliegen, die zum gleichen Ergebnis geführt haben. So konnte gezeigt werden, daß beim Zitterwels das elektrische Organ auch dann ganz entladen wird, wenn man einen einzelnen, nur mit einem Teil des genannten Organes in Beziehung stehenden Nervenast reizt[2]). Es zieht nämlich nur eine einzige Nervenfaser zu jenem Gewebe hin. Bevor es erreicht ist, splittert sich ihr Achsenzylinderfortsatz in seine Neurofibrillen auf. Diese verteilen sich auf die einzelnen Anteile des elektrischen Organes. Die „physiologische" Richtung der Erregungsleitung ist die zentrifugale. Wird nun ein solches Fibrillenbündel distal vom Abgang von der gemeinsamen Nervenfaser gereizt und teilt sich die Erregung, wie eben mitgeteilt, allen anderen Ästen mit, dann muß diese in der gereizten Faser zunächst zentripetal geleitet worden sein.

Auf weitere Beobachtungen, die in Beziehung zum doppelsinnigen Leitungsvermögen stehen, kommen wir bei der Besprechung der Axonreflexe (*Langley*) zurück. Es sei ferner auf Versuche von *Garten*[3]) verwiesen, der am N. olfactorius zeigen konnte, daß die Erregung im Nerven sich von der erregten Stelle nach beiden Seiten fortpflanzt.

In besonders überzeugender Weise läßt sich der Beweis, daß periphere Nerven ein doppelsinniges Leitungsvermögen besitzen, in folgender Weise erbringen. Man sucht z. B. die zum N. ischiadicus gehörenden vorderen Wurzeln auf und legt an diese unpolarisierbare Elektroden an. Diese sind mit einem Instrument verbunden, das feinste Potentialunterschiede erkennen läßt (Kapillarelektrometer, Saitengalvanometer). Man erkennt, daß bei der erwähnten Versuchsanordnung kein Erregungsstrom nachweisbar ist. Jetzt reizt man den N. ischiadicus in seinem Verlaufe. Es folgt als Zeichen der zentripetal geleiteten Erregung das Auftreten von Potentialunterschieden[4]). Im Zentralnervensystem ist dagegen die Leitung nach allen Erfahrungen in

---

[1]) Vgl. zu diesem Problem auch *G. F. Göthlin:* Skand. Arch. f. Physiol. 22. 23 (1909). — [2]) *Babuchin*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 262 (1877). — *Manthey*: Ebenda. 75. 387 (1882). — [3]) *S. Garten:* Beiträge z. Physiol. d. marklosen Nerven. G. Fischer, Jena 1903. — *S. Garten* u. *Nicolai*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 341 (1905). — Vgl. auch *E. Du Bois-Reymond*: Untersuchungen über tierische Elektrizität. 2. 1. Abschnitt. 587, Berlin 1848. — [4]) *Gotch* u. *Horsley*: On the mammalian nervous system, its functions and their localisation determined by an electrical method. Physiol. laborat. of the univ. of Oxford. 487 (1891).

einer bestimmten Richtung festgelegt[1]). Es wird z. B. wohl bei Reizung der hinteren Wurzeln die dadurch bewirkte Erregung auf die vorderen Wurzeln fortgeleitet, nicht aber umgekehrt, d. h. bei Reizung der letzteren zeigen die hinteren Wurzeln keine Anzeichen einer Beeinflussung. Es fehlen Erregungsströme. Eingefügt sei an dieser Stelle, daß, wie wir bereits früher erfahren haben, die Erregung nicht von einer Nervenfaser auf eine andere übergeht[2]). Als Ursache der isolierten Nervenleitung ist das Vorhandensein von Schichten mit verhältnismäßig schlechter Leitfähigkeit und von polarisierbaren Grenzflächen erkannt worden[3]).

Was nun die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven anbelangt, so wurde mittels verschiedener Versuchsanordnungen gefunden, daß sie sich im Gegensatz zu der ursprünglichen Meinung, wonach sie unmeßbar groß sein sollte, genau bestimmen läßt. Wir müssen, um die Methode ihrer Feststellung verstehen zu können, etwas vorausschicken. Reizt man einen motorischen Nerven, dann beobachtet man bei ausreichender Reizgröße, daß das zugehörige Erfolgsorgan — wir wollen annehmen, es sei ein quergestreifter Muskel — eine Zuckung ausführt, d. h. er verkürzt sich. Wählen wir eine bestimmte Nervenstrecke aus — wir präparieren z. B. den N. ischiadicus beim Frosche auf eine längere Strecke frei und verfolgen die Kontraktion eines von ihm innervierten Muskels, z. B. des M. gastrocnemius, indem wir ihn mit dem Knochenstück, von dem aus er entspringt, mittels einer Klemme befestigen und sein anderes Ende mittels seiner Sehne mit einem Schreibhebel in Verbindung bringen. Der letztere zeichnet die Länge des Muskels in jedem Zustand, in dem er sich befindet, auf eine sich drehende, mit berußtem Papier überkleidete Trommel auf. Wir merken uns den Augenblick, in dem ein bestimmter Reiz den Nerven trifft, und legen uns nun die Frage vor, ob ausgeübter Reiz und Muskelkontraktion sich unmittelbar folgen, oder aber, ob Zeit vergeht, bis die letztere eintritt. Der Versuch ergab, daß das letztere der Fall ist. Man hat die Zeit, die vergeht, bis der Muskel, vom Reizmoment an gerechnet, sich eben zu verkürzen beginnt, Latenzzeit genannt[4]). Ihr Vorhandensein ergibt sich aus der Beobachtung, daß die Stelle, an der die horizontale Linie, die der ruhende Muskel mittels des an ihm angebrachten Schreibhebels auf die erwähnte berußte Schreibfläche aufzeichnet, verlassen wird, um in eine aufsteigende überzugehen, nicht mit der Marke zusammenfällt, die den Moment der Reizausübung anzeigt, vielmehr dieser in einem gewissen Abstande folgt. Vgl. hierzu Strecke *a*—*b* in Abb. 46, S. 130. Der Fußpunkt der Kurve zeigt nämlich den Beginn der äußerlich sichtbar werdenden Kontraktion des Muskels an. Selbstverständlich bedeutet jener Augenblick nicht, daß der Reiz den Muskel eben

[1]) Vgl. *Gotch* u. *Horsley*: l. c. — *L. Hermann*: *Pflügers* Archiv. **80**. 41 (1900); **82**. 409 (1900); **90**. 232 (1902). — *J. Bernstein*: *Pflügers* Archiv. **73**. 374 (1898); **79**. 423 (1900); **81**. 138 (1900); **83**. 181 (1901); **89**. 593 (1902); **90**. 583 (1902). — [2]) Vgl. hierzu *J. Müller*: Handb d. Physiol. **1**. 585. Coblenz 1844. — [3]) Vgl. hierzu *Martin Gildemeister*: Z. f. Biol. **83**. 145 (1925). — *Paul Vogel*: Ebenda: **83**. 147 (1925). — [4]) Sie ist in ihrer Dauer von mancherlei Bedingungen, wie Temperatur, Stärke des Reizes, Zustand des Nerven, abhängig, weshalb diese bei vergleichenden Versuchen peinlich genau gleichgehalten werden müssen.

erreicht hat! Wir haben bereits in Vorlesung 2 erfahren, welch komplizierter Mechanismus der Muskeltätigkeit zugrunde liegt. Es sind vorbereitende Maßnahmen erforderlich, bis innerhalb des Muskels jener Zustand geschaffen ist, von dem aus nunmehr die Verkürzung einsetzen kann. Schon der vor dem Eintreten der Muskelverkürzung nachweisbare Erregungsstrom zeigt uns an, daß die vom Nerven aus eingeleitete Erregung sich auf die ihm zugehörigen Muskelelemente fortgepflanzt hat, d. h. daß tiefgreifende Veränderungen in Gang gekommen sind, ohne daß zunächst eine nach außenhin bemerkbare Reaktion des Muskels erfolgt. Die Zeit, die vom Auftreten des Erregungsstromes bis zur Auslösung der Muskelkontraktion vergeht, ist sehr kurz. Wir kommen hierauf noch zurück. Die Latenzzeit interessiert uns an dieser Stelle nur insofern, als ihre Feststellung die Möglichkeit geschaffen hat, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven zu bestimmen. Die Idee, die der Methode ihrer Feststellung zugrunde liegt, ist die

Abb. 46.

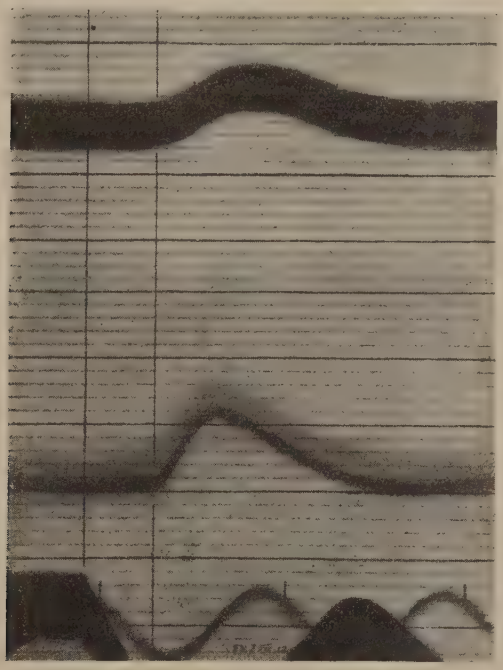
a = Reizmoment.
b = Beginn der Muskelkontraktion.
c = Zeit (Stimmgabelschwingungen; 1 Schwingung = $^1/_{100}$ Sekunde).
$a-b$ = Latenzzeit.

folgende. Es wird der Nerv nacheinander von zwei Stellen aus gereizt. Zunächst wählt man eine solche, die dem Muskel nahe liegt, und dann eine weiter entfernte[1]). Den Abstand dieser beiden Orte mißt man sorgfältig aus. Man bemerkt nun, daß die Latenzzeit beim zweiten Versuch etwas länger ausfällt als beim ersten. Man sagt sich nun, daß die Zunahme der Latenzzeit offenbar damit zusammenhängt, daß die Erregung bei der Ausübung des Reizes auf die vom Muskel entferntere Stelle einen größeren Weg zurückzulegen hat. Nun kennt man das Mehr an Weg (Abstand der beiden Reizstellen) und hat ferner die beiden Latenzzeiten genau bestimmt. Damit ist die Zeit, die vergeht, bis die Erregung eine bestimmte Nervenstrecke zurückgelegt hat, bekannt, vorausgesetzt, daß die Fortpflanzung des erregten Zustandes nicht an und für sich innerhalb des Nerven eine ungleichmäßige ist und ferner nicht in Qualität und Quantität eine Veränderung erleidet. Wir kommen auf dieses wichtige Problem noch zurück und wollen hier entsprechend den gemachten Beobachtungen voraussetzen, daß in der genannten Beziehung keine Veränderungen eintreten, und ferner die Fortleitung des

[1]) Vgl. *H. v. Helmholtz* u. *N. Baxt*: Monatsber. d. Berliner Akad. 228 (1867); 184 (1870). — *Th. W. Engelmann*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1 (1901). — Vgl. ferner *H. v. Helmholtz*: Monatsber. d. Berliner Akad. 14 (1850); Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Medizin. 71, 276 (1850); 199 (1852). — Weitere Literaturangaben vgl. bei *Max Cremer* im Handbuch der Physiol. des Menschen (herausgegeben von *W. Nagel*). **4**. 804 ff. Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig 1909.

erregten Zustandes eine gleichmäßige sei. Es sei gleich angefügt, daß man die Fortpflanzung der Erregung innerhalb der Nervenbahn auch am Menschen zeitlich verfolgen kann, indem man den N. medianus einmal in der Nähe des Handgelenkes und das andere Mal in der Achselhöhle reizt und die Verdickung des Daumenballens aufschreibt. Auch ohne Berücksichtigung des Erfolgsorganes läßt sich die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven verfolgen, und zwar durch

Abb. 47.



Feststellung von Veränderungen seiner elektrischen Eigenschaften (Auftreten des Erregungsstromes). Diese Methode gestattet jene auch in sensiblen Nerven zu bestimmen[1]). In Abb. 47[2]), ist ein solcher Versuch wiedergegeben. Es wurden die Erregungsströme der vorderen und hinteren Wurzel aufgeschrieben. Als Versuchstier diente der indische Ochsenfrosch (Rana hexadactyla). Die Reizelektroden standen mit den Nervi ischiadici in Verbindung, während die vorderen bzw. hinteren Wurzeln beider Seiten mittels unpolarisierbarer Elektroden mit einem Saitengalvanometer in Beziehung standen. Die obere Kurve stellt den Erregungsstrom der hinteren und die untere den der vorderen Wurzel

[1]) *H. Piper*: *Pflügers* Archiv. **124**. 591 (1908); **127**. 474 (1909); Elektrophysiologie menschlicher Muskeln. Berlin 1912. — [2]) Entnommen: *Eduard Lenninger*: Z. f. Biol. **60**. 75 (1913).

dar. Die vordere vertikale Linie zeigt den Reizmoment und die hintere den Augenblick der Abhebung der Erregungsstromkurve an. Die unterste Kurve gibt die Zeit in $^1/_{148}$tel Sekunden wieder. Man erkennt ohne weiteres die gute Übereinstimmung in den „Latenzzeiten" beider Versuche, d. h. es verging zwischen Ausübung des Reizes und Erscheinen des Erregungsstromes in der sensiblen und motorischen Bahn die gleiche Zeit. Man kann die Fortpflanzungsgeschwindigkeit in den sensiblen Nerven schließlich auch unter Verwendung der sog. Reaktionszeit feststellen, jedoch liefert diese Methode keine genauen Ergebnisse. Es wird dabei, wie folgt, verfahren: Es wird von zwei vom Gehirn möglichst verschieden weit entfernten Stellen aus (z. B. Ohrmuschel und Zehe) nacheinander mittels eines Induktionsschlages ein Reiz ausgeübt. Der Moment des Reizes wird dabei auf der Schreibfläche einer sich rasch drehenden Trommel aufgeschrieben. Die Versuchsperson erhält den Auftrag, in dem Augenblick, in dem sie die Reizung wahrnimmt, z. B. eine Taste niederzudrücken. Das hat zur Folge, daß ein Markiermagnet in Tätigkeit versetzt wird, durch den auf der erwähnten Schreibfläche der Moment der Reizwahrnehmung gekennzeichnet wird. Der Unterschied zwischen den beiden Reaktionszeiten steht in Beziehung zu der verschieden langen Strecke, welche die ausgelöste Erregung zurückzulegen hat[1]).

Beim Menschen (bzw. ganz allgemein für Warmblüter) ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in peripheren Nerven (sensiblen und motorischen[2]) zu etwa 70 *m*[3]) pro Sekunde festgestellt worden[4, 5]). Bemerkenswert ist, daß die Leitungsgeschwindigkeit um

---

[1]) *K. Felix* (Z. f. Biol. **77**. 231 [1923]) hat die Reflexzeit der „Eigenreflexe" verwendet, um die Nervenleitungsgeschwindigkeit beim Menschen zu bestimmen. — [2]) *E. Lenninger*: Z. f. Biol. **60**. 75 (1913). — [3]) *F. Münnich*: Z. f. Biol. **66**. 1 (1915). — *F. A. Hofmann*: Deutsches Arch. f. klin. Med. **126**. 323 (1918). — *P. Hoffmann*: Untersuchungen über die Eigenreflexe (Sehnenreflexe). 48. J. Springer. Berlin 1922. — *H. Schäffer*: Deutsche Z. f. Nervenheilk. **73**. 234 (1922). — [4]) *H. v. Helmholtz* u. *Baxter*: Monatsber. d. Berliner Akad. 228 (1867); 184 (1870). — *R. Schelske*: Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Medizin. 151 (1864). — *F. Kohlrausch*: Z. f. rationelle Medizin. (3). **28**. 190 (1866); **31**. 410 (1868). — *v. Wittich*: Ebenda. (3). **31**. 87 (1868). — *L. Hermann*: *Pflügers* Archiv. **24**. 295 (1881). — *H. Piper*: *Pflügers* Archiv. **124**. 591 (1908); **127**. 474 (1909). — *Alcock*: J. of physiol. **30**. 25 (1904). — *Kiesow*: Z. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane. **33**. 444 (1903); **35**. 132 (1904). — *S. Garten*: Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **68**. 243 (1912). — [5]) Beim Kaltblüter ist die Fortpflanzung der Erregung im Nerven geringer (27 *m* pro Sekunde). Vgl. hierzu *H. v. Helmholtz*: Monatsber. d. Berliner Akademie. 14 (1850). Noch viel geringere Werte sind an Nerven von Wirbellosen festgestellt worden: z. B. am Mantelnerven von Eledone moschata 40 *cm* bis 1 *m* in der Sekunde, am Scherennerven des Hummers 6 *m* bei 10—12°, 10—12 *m* bei 18—20°. Marklose Nerven leiten allgemein langsamer als markhaltige. Vgl. u. a. hierzu *A. Fick*: Beiträge zur vgl. Physiol. d. irritablen Substanzen. Fr. Vieweg, Braunschweig 1863. — *L. Fédéricq* u. *G. Vandevelde*: C. r. de l'acad. des sc. **91**. 239 (1880). — *J. v. Uexküll*: Z. f. Biol. **30**. 317 (1894). — *H. Boruttau*: *Pflügers* Archiv. **66**. 285 (1897). — *Carlson* u. *Jenkin*: Americ. j. of physiol. **8**. 251 (1903); J. of compar. neurol. **14**. 85 (1904). — *Carlson*: Americ. j. of physiol. **10**. 401 (1904); **13**. 217 (1904); **14**. 351 (1905); **15**. 136 (1906). In sympathischen Fasern des Frosches beträgt die Leitungsgeschwindigkeit der Erregung bei Zimmertemperatur im Mittel etwa $^1/_{10}$ von derjenigen in markhaltigen Fasern des gleichen Tieres. Vgl. hierzu *Sh. Yamada*: *Pflügers* Archiv. **200**. 221 (1923). Hier findet sich eine übersichtliche Zusammenstellung der Angaben über die Leitungsgeschwindigkeit der Erregung in den Nerven verschiedener Tiere.

so langsamer ist, je größer die Nervenstrecke ist, die von der Erregung durchlaufen werden muß[1]). Strittig ist, ob die Temperatur sie beeinflußt[2]).

Hervorgehoben sei noch, daß graue Nerven ganz bedeutend langsamer leiten als weiße (markhaltige). So ist festgestellt worden, daß die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in den Milznerven bei 36—38° etwa hundertmal kleiner ist als diejenige in markhaltigen Nerven[3]). Es ist gewiß nicht ohne Bedeutung, daß überall da, wo eine große Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung vorhanden ist, markreiche Nervenfasern anzutreffen sind. Auch die Vergrößerung des Querschnittes des Achsenzylinders scheint in Beziehung zu ihr zu stehen[4]). Innerhalb des Zentralnervensystems ist die Erregungsleitung beträchtlich langsamer als im peripheren Nervensystem[5]), eine Sonderstellung nehmen dabei, wie wir noch erfahren werden, die Eigenreflexe ein. Es ließ sich dies durch die Bestimmung der Reflexzeit feststellen. Dabei wird einerseits der Moment der Reizung einer sensiblen Bahn und ferner der im zugehörigen Muskel auftretende Erregungsstrom aufgezeichnet[6, 7]). Von der Zeit die zwischen Reizanbringung und dem Auftreten des letzteren vergeht, wird jene Zeit abgezogen, welche die Leitung der Erregung im peripheren sensiblen und motorischen Nerven in Anspruch nimmt. Es verbleibt dann noch der Teil des Reflexbogens, der zentral liegt[8]). Er umfaßt Beziehungen zu Ganglienzellen. Wir kommen auf die Bedeutung und die Beeinflußbarkeit der Reflexzeit noch zurück. An dieser Stelle wollen wir ihrer nur insofern gedenken, als sie uns einen gewissen Einblick in zeitliche Verhältnisse bei zentralen Vorgängen gewährt.

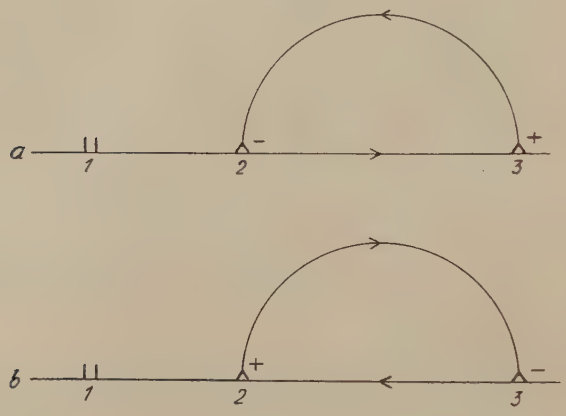
Das Studium der Fortpflanzungsgeschwindigkeit von Erregungen im Nerven unter verschiedenen Bedingungen hat zu außerordentlich wichtigen Ergebnissen geführt[9]). Zunächst interessiert es uns zu erfahren, was wir unter der Fortleitung einer Erregung zu verstehen haben. Nehmen wir an, daß die Erregung von einer Sinneszelle, die von einem einzelnen Reiz getroffen wird, auf eine Nervenfaser (bzw. auf Fibrillen) übergehe oder, daß ein Einzelreiz diese an einer bestimmten Stelle seines Verlaufes beeinflusse. Es zeigt sich, daß sich diese Stelle negativ elektrisch zu entfernteren Stellen der gleichen

---

[1]) Vgl. hierzu *P. Hoffmann:* Untersuchungen über die Eigenreflexe (Sehnenreflexe). 47. J. Springer, Berlin 1922. — [2]) Vgl. *F. Münnich:* Z. f. Biol. **66**. 1 (1915). — *Ph. Broemser:* Z. f. Biol. **72**. 50 (1920); **73**. 19 (1920). — [3]) Vgl. *A. Fischer:* Z. f. Biol. **56**. 505 (1911). — Vgl. auch *N. A. Mislawsky* u. *G. A. Schtscherbakoff: Pflügers* Archiv. **210**. 618 (1925). — [4]) Vgl. *Göthlin: Pflügers* Archiv. **133**. 87 (1910). — [5]) *H. v. Helmholtz:* Bericht über die zur Bekanntmachung geeigneten Abhandlungen der Berliner Akad. d. Wissensch. 332 (1854). — [6]) Vgl. hierzu auch *Harry Schäffer:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **73**. 234 (1922). — [7]) An seiner Stelle kann auch die in Erscheinung tretende Muskelzuckung aufgeschrieben werden. In diesem Fall ist noch die S. 129 erwähnte Latenzzeit in Abzug zu bringen. — [8]) Vgl. hierzu *H. v. Helmholtz:* l. c. — *J. Rosenthal:* Abhandl. der Berliner Akad. d. Wissensch. 104 (1873); 419 (1875); Biol. Zbl. 247 (1884/85). — *S. Exner: Pflügers* Archiv. **8**. 526 (1874). — *Wundt:* Unters. zur Mechanik der Nerven und Nervenzentren. Abt. 2. Stuttgart 1876. — [9]) Vgl. hierzu die Bemühungen von *Max Cremer* (*Cremers* Beiträge zur Physiol. **2**. 1. Heft [1922]), für die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven eine Formel aufzustellen. — Vgl. auch *Broemser:* Z. f. Biol. **72**. 37 (1920); **73**. 19 (1921).

Nervenbahn verhält. Wir erkennen das daran, daß wir in der Nähe der Reizstelle eine unpolarisierbare Elektrode anlegen und eine zweite ebensolche in einiger Entfernung davon. Beide stehen mit einem Potentialunterschiede kenntlich machenden Instrument in Verbindung (vgl. S. 128). Es ergibt sich, daß, sobald die Erregung die Stelle der ersten Elektrode erreicht, ein elektrischer Strom in Erscheinung tritt, der innerhalb des Gewebes von der erregten Stelle zur unerregten verläuft und außerhalb desselben dementsprechend vom unerregten gegen den erregten Ort gerichtet ist. Nach kurzer Zeit erkennt man, daß Spannungsunterschied und Strom auf Null absinken. Dann tritt ein Strom in Erscheinung, der dem zuerst beobachteten entgegengesetzt gerichtet ist.

Abb. 48.



Auch er hält nicht lange an. Man hat die erwähnten beiden entgegengesetzt gerichteten Stromstöße die beiden Phasen des Erregungsstroms genannt.

Wie ist nun diese Beobachtung zu deuten? Die Verhältnisse liegen offenbar, wie folgt. Nehmen wir an, es treffe der Einzelreiz die Nervenfaser bei 1 (vgl. Abb. 48). Die eine Elektrode befinde sich bei 2 und die zweite bei 3. In dem Augenblicke, in dem die Erregung die Stelle 2 erreicht hat, erfolgt ein Stromstoß, der in der Leitung, die von den Elektroden zum Strom nachweisenden Instrument führt, von 3 gegen 2 gerichtet ist (Abb. 48 *a*). 2 ist die erregte und 3 die unerregte Stelle. Nun schreitet die Erregung weiter und erreicht Stelle 3. Jetzt ist diese im erregten Zustande. Das ist der Augenblick, in dem Stromlosigkeit auftritt. Nun verschwindet der entsprechende Zustand in 2 rascher als in 3, d. h. 2 geht in den unerregten Zustand über, während 3 noch erregt ist. Folglich ist jetzt der Strom außerhalb des Gewebes von 2 nach 3 gerichtet (Abb. 48 *b*).

Dieser Befund zeigt uns, daß bei Anbringung eines Reizes die von ihm betroffene Nervenbahn nicht als Ganzes in Erregung gerät — in diesem Falle käme es

nicht zur Ausbildung von Potentialunterschieden — vielmehr breitet sich diese vom Reizorte über jene aus. Während der erregte Zustand neue, bisher im unerregten Zustande befindliche Nervenanteile erreicht, gehen eben erregt gewesene Stellen wieder in den unerregten Zustand über.

Die Erregung pflanzt sich im Nerven, soweit er erregbar ist, mit gleicher Geschwindigkeit fort[1]). Mannigfache Einflüsse sollten sie innerhalb von unter besonderen Bedingungen stehenden Nervenanteilen beeinträchtigen. So wurde unter anderem angegeben, daß sie innerhalb von narkotisierten Nervenstrecken eine Abnahme erfahre[2]) — man hat von einem Dekrement gesprochen. Es konnte jedoch an Hand exakter Versuche nachgewiesen werden, daß Erregbarkeit und Erregungsleitung zur gleichen Zeit erlöschen. Bevor dieser Zustand erreicht ist, erfolgt die letztere zwar mit verminderter Erregungsstärke, jedoch ohne Dekrement[3]).

Die Beobachtung, daß die Erregung im Nerven ohne Dekrement fortgeleitet wird, zeigt im Zusammenhang mit der wichtigen Feststellung, wonach die Nervenfaser, wenn sie auf einen Reiz überhaupt anspricht, stets mit einer maximalen Reaktion antwortet[4]), daß für die Nerven jenes Gesetz Gültigkeit hat, dem wir bei der Besprechung der Eigenschaften des Herzmuskels begegnet sind[5, 6]), nämlich das Alles- oder Nichts-Gesetz"[7]). Der bei verschiedener Reizstärke verschiedene Erfolg ist dem Umstande zuzuschreiben, daß eine verschieden große Anzahl von Nervenfasern in Erregung versetzt wird.

Es ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven als Prüfstein für in ihm bei langer Reizdauer auftretende Veränderungen verwendet worden. Es bleibt jedoch fraglich, ob die festgestellte

---

[1]) *R. du Bois-Reymond*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 68 (1900). — *Th. W. Engelmann*: Ebenda. 1 (1901). — [2]) Vgl. *Valentin*: *Moleschotts* Unters. **10**. 526 (1868). — *Popielski*: Zbl. f. Physiol. **10**. 251 (1896). — *F. W. Fröhlich*: Z. f. allg. Physiol. **3**. 455 (1904). — *Johann-Daniel Achelis*: Z. f. Biol, **76** 315 (1922). — Vgl. auch *Fröhlich*: Z. f. allg. Physiol. 3. 148 (1903); **14**. 55 (1913). — *J. Koike*: Z. f. Biol. **55**. 311 (1911). — [3]) *Genichi Kato*: The theorie of decrementless conduction in narcotised region of nerve. Nankōdō, Hongo, Tokyo. 1924. The further studies on decrementless conduction. Ebenda 1926. — *H. Davis, A. Forbes, D. Brunswick* u. *A. Mc H. Hopkins*: Americ. j. of physiol. **76**. 448 (1926). — Ob das Dekrement jedem Zustand der Narkose fehlt oder doch bei höheren Graden derselben in Erscheinung tritt, ist noch strittig. Vgl. hierzu *Lucas*: J. of physiol. **37**. 114 (1908); **46**. 470 (1913). — *S. Cooper*: Ebenda **61**. 305 (1926). — [4]) Vgl. hierzu auch das Problem der Gültigkeit des „Alles- oder Nichtsgesetzes der Narkose", d. h. die Frage, ob bei der Einwirkung eines Narkotikums die Funktionen des Nervengewebes mehr und mehr abnehmen und schließlich erlöschen, oder aber, ob das Aufhören der Erregbarkeit und damit der Leitungsfähigkeit sprungweise eintritt, während bis zu diesem Punkte noch eine volle Funktionstüchtigkeit vorhanden ist. Vgl. hierzu *G. Mansfeld:* Biochem. Z. **173**. 310 (1926); A. f. experim. Path. u. Pharmak. **113**. 305 (1926). — Vgl. ferner *Paul Sombó*: Ebenda. **101**. 259 (1923). — *J. v. Szirmay:* Ebenda. **101**. 273 (1923). — *K. Hecht:* Ebenda. **113**. 321 (1926). — [5]) Vgl. hierzu *Gotch*: J. of. physiol. **28**. 395 (1902). — [6]) Physiologie 2, S. 214. — [7]) Vgl. *Keith Lucas*: J. of. physiol. **38**. 113 (1909). — *Max Verworn*: Irritability. Silliman lectures, deliv. in October 1911 at the Yale univ. Yale univ. press. 1913. — *E. Lodholz*: Z. f. allg. Physiol. **15**. 268 (1913). — *E. D. Adrian* u. *A. Forbes*: J. of physiol. **56**. 301 (1922). — *J. M. D. Olmsted* u. *W. P. Warner:* Americ. j. of physiol. **61**. 228 (1922).

Abnahme derselben im Sinne einer physiologischen „Veränderung" der Nervenbahn betrachtet werden darf[1]). Es sei in dieser Beziehung an das S. 120 ff. über den Stoffwechsel des Nervengewebes und insbesondere auch der peripheren Nerven Gesagte verwiesen. Es ist leicht verständlich, daß dann, wenn die sich bildenden Stoffwechselprodukte nicht fortlaufend ausreichend, sei es durch Abbau oder Wegführung, entfernt werden und weiterhin in ungenügendem Maße Ersatzstoffe herangebracht werden, Veränderungen sich ausbilden können, die der Erregungsleitung hinderlich sind. Es konnte z. B. gezeigt werden, daß Kohlensäure die Erregungsleitung beeinträchtigt[2]). Es fragt sich nun, ob innerhalb des Organismus bei der Leitung von Erregungen, die durch adäquate Reize ausgelöst sind, auch die Möglichkeit einer nicht auf die Dauer aufrecht erhaltbaren Selbstregulation besteht. Zur Zeit läßt sich diese Frage, die sehr schwer experimentell angreifbar ist, nicht beantworten. Hingewiesen sei noch auf das Problem des Einflusses der Stärke des ausgeübten Reizes auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung. Sie scheint ohne solchen zu sein[3]).

Die mitgeteilten Beobachtungen über die Ausbreitung der Erregung innerhalb von Nerven rufen einer großen Zahl von Fragen. Zunächst möchten wir gerne erfahren, welcher Art der ganze Vorgang ist. Jeder Reiz, der den erregten Zustand nach sich zieht, bedeutet eine energetische Einwirkung. Alles, was innerhalb des in Erregung versetzten Gewebes vor sich geht, steht zu dieser in Beziehung, d. h. wir müssen uns fragen, in welcher Energieform der gesetzte Reiz sich auswirkt. Unser Bestreben muß sein, der Energie nicht nur qualitativ, d. h. in ihren Umwandlungen, zu folgen, sondern auch quantitativ. Wir stoßen hier auf eine sehr empfindliche Lücke in unseren Kenntnissen. Zwar ist, wie S. 124 mitgeteilt, bekannt, daß die Wärmeproduktion im Zustand der Erregung im Nerven ansteigt, jedoch ermöglicht uns diese Feststellung weder einen Einblick in den energetischen Vorgang, der sich bei der Erregungsleitung vollzieht, noch vermögen wir zu erkennen, was aus der dem Nerven zugeführten Energie wird. Der Umstand, daß der tätige Nerv einen gesteigerten Stoffwechsel aufweist, zeigt an, daß durch den Reiz ein Anstoß zur Auslösung von Stoffwechselvorgängen gegeben wird, die ihrerseits ohne jeden Zweifel mit energetischen Vorgängen verknüpft sind, d. h. mit anderen Worten, es kommt nicht nur jenes energetische Geschehen, das wir als Reiz bezeichnen, zur Geltung, vielmehr schließen sich weitere mit Energiebildung verknüpfte Vorgänge an. Ein Ausdruck der sich vollziehenden chemischen und vor allem physikalisch-chemischen Prozesse sind die in Erscheinung tretenden Potentialunterschiede (Erregungsströme)[4]). Sie zeigen uns an, daß ein in Ruhe vorhandener Gleichgewichtszustand in bestimmter Weise gestört worden ist. Ihr Verschwinden bedeutet, daß ein Ausgleich eingetreten ist. Uns interessiert zunächst im höchsten

---

[1]) *Ludwig Haberlandt*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 213 (1911). — [2]) *L. Haberlandt*: l. c. — [3]) Vgl. hierzu *R. du Bois-Reymond*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 213 (1900). — *Th. W. Engelmann*: Ebenda. 1 (1901). — *Nicolai*: Ebenda. Suppl. 341 (1905). — *H. Piper*: *Pflügers* Archiv. **124**. 591 (1908): — *A. Fischer*: Z. f. Biol. **56**. 505 (1911). — Vgl. auch *A. Durig*: *Pflügers* Archiv. **92**. 293 (1902). — [4]) Vgl. hierzu *E. Pflüger*: *Pflügers* Archiv. **122**. 593. (1908).

Maße, daß es geglückt ist, zu zeigen, daß die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Nerven von der Temperatur abhängig ist, und zwar nimmt sie für je 10° um etwa 100% zu (bei steigender Temperatur und natürlich entsprechend ab bei fallender[1, 2]). Mit dieser Feststellung ist eine Beziehung der Erregungsleitung zu chemischen Reaktionen nahegelegt[3]). Damit ist selbstverständlich nicht gesagt, daß sie allein für die Erregungsleitung in Betracht kommen, vielmehr vollzieht sich keine chemische Reaktion in Geweben ohne physikalisch-chemische Zustandsänderungen[4]).

Die genauere Betrachtung des Verhaltens des Nerven nach erfolgter Auslösung einer Erregung hat noch zu einer weiteren bedeutungsvollen Feststellung geführt. Es ist nämlich die gerade in Erregung befindliche Stelle für ganz kurze Zeit für einen neuen Reiz unzugänglich, d. h. es hat ein neuer Reiz keinen Erfolg[5]). Man hat von einem refraktären Zustand gesprochen. Er wandert mit der Erregung ihr unmittelbar folgend über den Nerven dahin[6]). Seine Dauer dürfte bei unter normalen Bedingungen befindlichen Nerven des Frosches etwa 1 σ-Sekunde ($\sigma = {}^1/_{1000}$ einer Sekunde) umfassen[7]). Wir erinnern uns, seinerzeit erfahren zu haben, daß der in Erregung befindliche Herzmuskel ebenfalls für neue Reize nicht empfänglich ist[8]). Der refraktäre Zustand wirkt sich unter anderem darin aus, daß die Erregung, wenn sie das Ende der Nervenfaser erreicht hat, erlischt. Daher kommt es, daß durch einen Reiz nicht ein dauernder Erregungszustand geschaffen werden kann, vielmehr ist es erforderlich, daß zu dessen Erreichung die Reize sich in einem Abstand folgen, der die Dauer des genannten Zustandes zeitlich übertrifft. Besonders wichtig ist auch der Befund, daß zwei sich in einer Nervenfaser begegnende Erregungen an der Stelle, an der sie zusammentreffen, infolge des Vorhandenseins der refraktären Periode auslöschen[9]). Ohne Zweifel spielen solche Aufhebungen von Erregungen namentlich auch im Zentralnervensystem eine bedeutsame Rolle. Das, was wir als Hemmungen bezeichnen, beruht sehr wahr-

---

[1]) *Snyder*: Americ. j. of physiol. **22**. 179 (1908). — *K. Lucas*: J. of physiol. **37**. 112 (1908). — [2]) Nach *Ph. Broemser* (Z. f. Biol. **73**. 19 [1921]) trifft diese Annahme nicht zu. Es soll die Geschwindigkeit der Nervenleitung innerhalb des lebenden Tieres nur in dem Umfange von der Temperatur abhängig sein, als sich der osmotische Druck der Körpersäfte mit ihr ändert (höchstens 1—2% für 10°). Vgl. auch Z. f. Biol. **72**. 37 (1920). — [3]) Vgl. auch *V. Hill:* Proceed. of the royal soc. **92** (B). 178 (1921). Nach *van't Hoff* nimmt die Geschwindigkeit eines chemischen Vorganges in geometrischen Progressionen zu, wenn die Temperatur in arithmetischen ansteigt (für einen Temperaturunterschied von 10° etwa 2- bis 3mal). — Vgl. auch *A. Kanitz:* Temperatur und Lebensvorgänge. Gebr. Borntträger, Berlin 1915. — *E. Janisch: Pflügers* Archiv. **209**. 414 (1925). — [4]) Vgl. hierzu auch *A. V. Hill*: J. of physiol. **54**. 332 (1921). — Vgl. auch *P. Lasareff: Pflügers* Archiv. **197**. 468 (1923); J. of general physiol. **6**. 349 (1924). — [5]) Vgl. hierzu *Gotch* u. *Burch*: J. of physiol. **24**. 410 (1899). — Vgl. auch *J. S. Beritoff*: Z. f. Biol. **62**. 124 (1913). — [6]) Vgl. über den Erregungsstromverlauf im Refraktärstadium: *J. Erlanger, G. H. Bishop* u. *H. S. Gasser:* Americ. j. of physiol. **76**. 203 (1926). — [7]) *H. Field* und *E. Th. Brücke*: *Pflügers* Archiv. **214**. 103 (1926). — Vgl. auch *E. D. Adrian*: J. of physiol. **48**. 453 (1914); **50**. 345 (1916); **55**. 193 (1921). — *B. A. Mc Swiney* u. *S. L. Mucklow:* J. of physiol. **57**. V (1922). — [8]) Physiologie II, Vorlesung 9. — [9]) *P. Hoffmann*: Z. f. Biol. **59**. 23 (1912); **64**. 113 (1914).

scheinlich wenigstens zum Teil auf einem Zusammentreffen von Erregungsvorgängen, die von verschiedener Seite herkommen. Von besonderem Interesse ist, daß sich mittels der Bestimmung der Dauer des Refraktärzustandes in besonders scharfer Weise Veränderungen innerhalb der Nerven feststellen lassen. Man beobachtet bei seiner Narkose und seiner Erstickung eine Verlängerung desselben[1]). Ferner läßt sich zeigen, daß auch bei länger andauernden Reizen die Dauer der refraktären Phase ansteigt[2, 3]). Nach Aufhören der Reizeinwirkung vergeht einige Zeit, bis Erholung eintritt. Ihr Eintritt läßt sich daran erkennen, daß der erwähnte Zustand zeitlich wieder so begrenzt wird, wie es am frischen Nerven beim Beginn der Reizversuche der Fall war. Es ergibt sich auch hier die Frage, ob wir berechtigt sind, die an immerhin nicht unter ganz natürlichen Bedingungen befindlichen Nerven erhobenen Befunde auf normale Verhältnisse zu übertragen. Stellt man sich auf den Standpunkt, daß das zulässig ist, dann ergeben sich interessante Ausblicke auf mancherlei Geschehnisse innerhalb des Nervensystems. Es sind insbesondere Erscheinungen der Verzögerung — z. B. von Reflexvorgängen —, die in Beziehung zu einer intrazentralen Verlängerung des Refraktärstadiums stehen könnten[4]).

Das Problem der Ermüdbarkeit von Nerven, d. h. der Hervorrufung von Veränderungen, z. B. in Gestalt von Zustandsänderungen, die nicht unmittelbar ausgleichbar sind, ist im Laufe der Zeit verschieden beantwortet worden. Es geht daraus schon hervor, daß die im andauernden Erregungszustand — hervorgerufen durch sich folgende Reize — sich herausbildenden Veränderungen fortlaufend durch Selbstregulationen in weitem Ausmaße zum Ausgleich kommen. Auch die oben erwähnten Beobachtungen über Ermüdungserscheinungen — gemessen an der Verringerung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung und der Zunahme der Dauer des refraktären Stadiums — lassen erkennen, daß die Erholung außerordentlich rasch eintritt. Man hat unter anderem die Frage nach der Ermüdbarkeit des Nerven durch die folgende Versuchsanordnung zu entscheiden versucht. Es wird der zu einem Muskelgebiet gehörende Nerv durch lange Zeit hindurch gereizt. Als Kennzeichen dafür, daß er auch nach Stunden noch erregbar ist und Erregungen leitet, wird die durch ihn auslösbare Muskelkontraktion verwendet. Nun würde unter gewöhnlichen Bedingungen die zugehörige Muskulatur auf jeden ausreichend starken Reiz antworten. Eine Abnahme der Kontraktionsgröße und ein schließliches Aufhören jeder äußerlich sichtbaren Reaktion des Muskelgewebes wäre vieldeutig. Es könnte sein, daß der Nerv versagt. Es wäre aber auch möglich, daß die Übertragung der Erregung vom Nerven auf den Muskel gestört ist. Endlich kann die Muskulatur ermüdet sein. Um die Zahl dieser Möglichkeiten einzuschränken, war es notwendig, die im Nerven ausgelöste Erregung nur von Zeit zu Zeit auf das Erfolgsorgan einwirken zu lassen. Das wurde vermittels verschiedener Methoden (z. B. Abkühlung des

[1]) *F. N. Fröhlich*: Z. f. allg. Physiol. **3**. 455 (1904). — [2]) *H. Field* u. *E. Th. Brücke*: *Pflügers* Archiv. **124**. 103 (1926). — Vgl. auch *Burian*: Zbl. f. Physiol. **21**. 493 (1907). — [3]) Nach *Kurt Immenhauser* (Z. f. Biol. **84**. 249 [1926]) steht die Dauer der refraktären Periode unter anderem in Beziehung zum Oxydationsvermögen der Nerven. — [4]) *E. Th. Brücke*: Z. f. Biol. **77**. 29 (1922).

Nerven, Einwirkung von Kurare, das den Übertritt der Erregung vom Nerven auf die Muskelfasern verhindert) verwirklicht[1]). Der Reiz wurde nach Eintritt der Leitungsunterbrechung zentral von der „blockierten" Stelle ausgeübt. Der Muskel blieb in Ruhe, bis die Blockade freigegeben wurde. Mittels dieser Versuchsanordnung konnten keine Erscheinungen von Ermüdung nachgewiesen werden, doch ist diese Methode an Feinheit den oben erwähnten (Beobachtung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit und der Dauer der refraktären Phase) weit unterlegen.

---

[1]) Eine weitere wichtige Methode (Erzeugung des Anelektrotonus) werden wir noch kennenlernen. Vgl. hierzu u. a. *J. Bernstein*: *Pflügers* Archiv. **15**. 289 (1877). — *N. Wedensky*: Zbl. f. med. Wissensch. **22**. 65 (1884); C. r. de l'acad. des sc. **117** (1900). — *T. G. Brodie* u. *W. D. Halliburton*: J. of physiol. **28**. 181 (1902). — *Howell*: J. of physiol. **16**. 299 (1894). — *A. Beck*: *Pflügers* Archiv. **122**. 585. (1908). — *A. Durig*: Zbl. f. Physiol. **15**. 751 (1901). — *H. P. Bowditch*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 505 (1890). — *S. Garten*: Beiträge zur Physiologie der marklosen Nerven. 54—58. Gustav Fischer, Jena 1903. — *Carvallo*: J. de physiol et de pathol. génér. **2**. 549 (1900); C. r. de l'acad. des sc. **130**. 1212 (1900).

Vorlesung 6.

Eigenschaften und Leistungen des peripheren Nervensystems

(Fortsetzung).

Versuche, in das Wesen der den Funktionen der Nerven zugrunde liegenden Vorgänge einzudringen. Hervorrufung des erregten Zustandes mittels qualitativ und quantitativ verschiedener Reize. Moment- und Zeitreize. Kardinalzeit. Nutzzeit. Chronaxie. Gesetz der polaren Erregung.

Wir haben erfahren, daß innerhalb von Nerven im Anschluß an Reize bestimmte Erscheinungen auftreten. Wir bezeichnen diese in ihrer Gesamtheit als den Zustand der Erregung. Weiterhin haben wir gesehen, daß sich dieser mit bestimmter Geschwindigkeit im Gebiet des Nerven fortpflanzt. Wir lernten weiterhin kennen, daß die eben in Erregung versetzte Stelle sich gegenüber einem neuen Reiz refraktär verhält. Das Refraktärstadium hat eine kurz begrenzte Dauer. Als Ausdruck der Tätigkeit der Nerven haben wir die Zunahme des Stoffwechsels verknüpft mit einem Ansteigen des Energiewechsels und das mit den sich vollziehenden chemischen und physikalisch-chemischen Vorgängen verknüpfte Auftreten von Potentialunterschieden — Erregungsströmen — zu betrachten.

Die erwähnten Feststellungen sind weit davon entfernt, uns einen Einblick in das Wesen des ganzen Erregungsvorganges zu geben. Sie stellen Beobachtungen dar, die zahlreiche Fragen rufen. Wir möchten gerne wissen, wodurch sich der erregte vom unerregten Zustand unterscheidet. Ferner interessiert es uns, worauf die Fortpflanzung des erregten Zustandes beruht, und welchem Umstande der Befund zu verdanken ist, daß ein Reiz im refraktären Zustande unwirksam bleibt. Vor allem aber fesselt uns das Problem nach dem Wesen des adäquaten Reizes und seiner Beziehung zum Zustand der Erregung. Wir beobachten, wie z. B. auf eine Berührung eine Abwehrbewegung folgt. Der Reiz hat bestimmte Sinneszellen getroffen. Das genügt, um nun einen recht komplizierten Vorgang — im vorliegenden Falle einen Reflexvorgang — zum Ablauf zu bringen. Der erregte Zustand der Sinneszellen überträgt sich auf die anschließende Nervenbahn. Sie pflanzt sich innerhalb dieser zentripetal fort, erreicht das Zentralnervensystem — z. B. das Rückenmark — und verläuft nun in diesem weiter, bis die motorische Nervenbahn erreicht ist. In dieser wird die Erregung zentrifugal geleitet. Es wird jene S. 9 besprochene Stelle erreicht, an der Nerv und Muskelzelle in Beziehung zueinander treten. Es teilt sich dieser letzteren der erregte Zustand mit. Auch sie besitzt das Vermögen, in diesen

überzugehen und ihn weiterzuleiten. All das vollzieht sich im Anschluß an einen energetischen Vorgang — dargestellt durch den Reiz. Es sei gleich vorweggenommen, daß die Tätigkeit unserer Muskeln nicht in Form einer Einzelkontraktion erfolgt, vielmehr handelt es sich um eine mehr oder weniger ausgedehnte Dauerkontraktion. Diese setzt, wie wir noch erfahren werden, eine fortlaufende Folge von Reizen voraus. Es sei in dieser Hinsicht auch auf das S. 137 Mitgeteilte verwiesen. Wir erfuhren dort, daß ein Einzelreiz einen Erregungszustand bewirkt, der infolge des Auftretens der refraktären Phase beim Erreichen des Endes der Nervenfaser von selbst erlischt und nicht etwa rückläufig weiterhin zur Auswirkung kommt. Die erwähnten Befunde führen zu weiteren Fragestellungen. Sie machen nicht beim Problem des Wesens des Zustandekommens von Reflexvorgängen halt, vielmehr umfassen sie auch die Frage nach dem Wesen der willkürlichen Innervation. Wir haben wohl davon gesprochen, daß wir imstande sind, bestimmte Muskelgruppen in fein koordinierter Weise in Tätigkeit zu versetzen, und wissen, daß das nur so lange möglich ist, als das zugehörige System von Nervenzellen und Leitungsbahnen voll funktionsfähig ist. Sobald eine Nervenbahn durchtrennt oder sonstwie in ihrer Fähigkeit, zu leiten, gestört ist, bleibt der Erfolg eines Reizes aus. Wir sprechen von Impulsen bzw. von willkürlich ausgelösten Bewegungsvorgängen. Es ist naheliegend, auch hierbei anzunehmen, daß in jenen Anteilen, von denen der Impuls ausgeht, der Zustand der Erregung hervorgerufen wird, und es ebenso, wie beim Reflexvorgang, zu seiner Fortpflanzung in den anschließenden Leitungsbahnen und zur Übertragung der Erregung auf die zugehörigen Muskeln kommt. Nun erkennen wir zur Zeit keine Möglichkeit, das, was der „Wille“ darstellt, seinem Wesen nach zu erfassen. Wir würden, wenn wir darauf angewiesen wären, ausschließlich an Hand der an den in Frage kommenden Geweben erhobenen Befunde uns ein Urteil über das den Leistungen des Nervengewebes und insbesondere der peripheren Nerven zugrunde liegende Geschehen zu bilden, im wesentlichen bei der Beschreibung der zu beobachtenden Erscheinungen stehen bleiben, ohne unseren Vorstellungskreis über sein Wesen erweitern zu können. Das ist der Grund, weshalb man bemüht war, an Hand von Beobachtungen von Vorgängen in der unbelebten Natur, die in Beziehung zu Geschehnissen innerhalb des Nervensystems stehen könnten, eine Grundlage für Erklärungsversuche seiner Funktionen zu finden. Es gilt dies insbesondere für das Studium des erregten Zustandes und seiner Beeinflussungen. Weiterhin wurde die Frage aufgeworfen, ob es möglich sei, den genannten Zustand mit seinen ganzen Folgeerscheinungen künstlich dadurch hervorzurufen, daß man bestimmte, nach Qualität und Quantität abstufbare Reize auf Nerven bzw. Ganglienzellgebiete einwirken läßt und zusieht, wie das zugehörige Erfolgsorgan sich verhält. Wir berichten damit nichts Neues, haben wir doch im Laufe der Vorlesungen fortwährend von inadäquaten Reizen und insbesondere von elektrischen gesprochen, die angewandt worden sind, um bestimmte Funktionen in Erscheinung treten zu lassen. Es sei z. B. an die Reizung von sekretorischen und inkretorischen Nerven erinnert, ferner an die Reizung von Großhirnrindenanteilen u. s. w. Wir haben mit der Mitteilung dieser

Versuche bereits vorweggenommen, daß es möglich ist, durch künstlich bewirkte Reize Erregungen auszulösen, die dieselben Folgen zeitigen, wie der adäquate Reiz.

Den genannten Fragestellungen ist eine kaum mehr zu übersehende Fülle von Arbeiten gewidmet worden. Wir wollen diejenigen Forschungen herausheben, die in unmittelbarer Beziehung zu Problemen der normalen Funktionen des Nervensystems stehen und deren Ergebnisse richtungsgebend für bestimmte Auffassungen des Wesens des Erregungs- und Leitungsvorganges geworden sind. Es sei an die Spitze der ganzen Darstellung der Befund gestellt, daß, soweit unsere Kenntnisse reichen, *die Erregbarkeit und das Leitungsvermögen für Erregungen Eigenschaften darstellen, die jedem protoplasmatischen Gebilde eigen sind.* Diese Feststellung ist von größter Bedeutung. Sie läßt selbstverständlich die Möglichkeit offen, daß sowohl der Erregungsvorgang als jene Prozesse, die der Leitung der Erregung zugrunde liegen, nicht in jedem Gewebe ganz gleicher Natur sind. Ehe in dieser Richtung bestimmte Befunde erhoben sind, wird man versuchen, die beiden genannten Eigenschaften unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt zu betrachten.

Zunächst drängt sich uns die Frage auf, *ob der Zustand der Erregung in einer bestimmten Beziehung zur Fähigkeit, diese zu leiten, steht.* A priori erscheint es als das Nächstliegende, beide Vorgänge in innigste Beziehungen zueinander zu bringen. Es ist wohl möglich, daß die Erregungsfortpflanzung darin besteht, daß die Erregung als solche fortlaufend neue unerregte Gebiete des Nerven in den erregten Zustand überführt. Ein durch den Reiz ausgelöster Vorgang pflanzt sich fort. Das an einer Stelle gestörte Gleichgewicht bedingt, daß in anschließenden Teilen entsprechende Störungen auftreten, während in den eben erregt gewesenen Anteilen sich bald Vorgänge geltend machen, die wieder den Ausgangszustand herstellen. Von diesen Gesichtspunkten aus betrachtet, erscheint die Eigenschaft, durch Reize in den erregten Zustand überzugehen, mit der Fähigkeit, diesen fortzupflanzen, auf das innigste verknüpft. Nun liegen jedoch Beobachtungen der folgenden Art vor. Nach peripheren Lähmungen vermag die sie aufweisende Person in einem Zeitpunkt die zugehörige Muskulatur willkürlich zu innervieren, in dem es noch nicht gelingt, durch inadäquate Reize des Nerven einen Erfolg zu erzielen[1]). Weiterhin wurde beobachtet, daß man den Nerven auf einer begrenzten Strecke, z. B. mittels Kohlensäure u. s. w., so verändern kann, daß von dieser aus Reize unwirksam oder doch weniger wirksam bleiben, während ein zentral von ihr gesetzter Reiz zu einer Muskelkontraktion führt, d. h. die in einen veränderten Zustand gebrachte Nervenstrecke leitet Erregungen, sie zeigt jedoch in ihrer Eigenschaft, auf Reize mit dem Eintritt des erregten Zustandes zu antworten, eine Veränderung[2]). Läßt sich nun aus diesen Befunden der Schluß ableiten, daß erregter Zustand und Vermögen der Erregungsleitung unabhängige Geschehnisse darstellen? Bei genauer Betrachtung der ganzen Verhältnisse erkennt man, daß ein eindeutiger

[1]) Vgl. u. a. *Ziemssen* u. *Weiss*: Deutsches Arch. f. klin. Med. **4**. 579 (1868). — *Erb*: Ebenda. **4**. 242, 535 (1868); **5**. 18 (1869). — [2]) *Grünhagen*: *Pflügers* Archiv. **6**. 180 (1872).

Beweis für eine solche Annahme nicht vorliegt[1]). Zunächst ist zu bemerken, daß der adäquate Reiz, d. h. die Auslösung einer Erregung von einer Sinneszelle oder aber von einer Nervenzelle des zentralen Gebietes des Nervensystems aus, ohne jeden Zweifel nicht ohne weiteres mit einem künstlich gesetzten Reiz verglichen werden kann[2]). Der erstere wirkt unter günstigeren Bedingungen als der letztere. Handelt es sich um die Reizung einer veränderten Nervenstrecke, dann sind die Bedingungen für die erfolgreiche Reizanbringung besonders schwierige. Nach allen unseren Kenntnissen und Vorstellungen bedeutet der erregte Zustand eine Verschiebung von im Ruhezustand vorhandenen Beziehungen des Inhaltes der in Frage kommenden Gewebsbestandteile. Wir werden auf dieses Problem noch zurückkommen. Hier sei nur erwähnt, daß neben einer Veränderung von Ionengleichgewichten auch Zustandsänderungen von im kolloiden Zustand vorhandenen Teilchen in Betracht kommen. Wenn nun aus irgendeinem Grunde, sei es nun, daß z. B. der Nerv in Degeneration begriffen ist, oder sei es, daß er durch Einwirkung bestimmter Stoffe, wie Kohlensäure, Chloroform, Äther u. s. w., oder auch bestimmter Ionen verändert ist, oder daß andere Einflüsse, wie tiefe oder hohe Temperaturen u. s. w., im Nerven Veränderungen bedingen, dann ist leicht zu verstehen, daß die Auslösung einer Erregung unter anderen Bedingungen als sonst erfolgt[3]). Ist sie jedoch hervorgebracht, dann vollziehen sich alle jene Umstellungen in vollem Ausmaße, wie unter normalen Verhältnissen, nur ist die Dauer der refraktären Phase verändert[4]). Der Reiz wirkt an Ort und Stelle unter veränderten Bedingungen, und auch die von außerhalb der veränderten Nervenstrecke eintreffende Erregung stößt auf veränderte Verhältnisse. Wir dürfen endlich auch nicht außer acht lassen, daß die Verhältnisse bei der lokalen Beeinflussung eines Nerven, sei es nun durch Reize, sei es durch narkotisch wirkende Mittel u. s. w., nicht einfach liegen. Wir haben es mit einem sehr komplizierten Gebilde zu tun. Es sei an den ganzen Bau der Nerven und insbesondere an die Fibrillenstruktur erinnert (vgl. S. 107 ff.). Es können periphere Anteile des Nerven verändert sein, während zentrale noch unbeeinflußt sind. In diesem Falle wäre es z. B. verständlich, weshalb eine durch einen zentral von der beeinflußten Stelle ausgeübten Reiz hervorgerufene Erregung durch diese ohne besondere Erscheinungen — mit Ausnahme der Beeinflussung der Dauer des Refraktärstadiums — weitergeleitet wird, während die Reizauslösung von ihr aus erschwert ist. Überblicken wir das ganze bis

[1]) Vgl. über weitere Versuche: *Szpilman* u. *Luchsinger*: *Pflügers* Archiv. **24**. 347 (1881). — *Efron*: *Pflügers* Archiv. **36**. 498 (1885). — *Gad* u. *Sawyer*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 395 (1888). — *Gad* u. *Piotrowski:* Ebenda. 350 (1889). — *Goldscheider*: Z. f. klin. Med. **19**. 164 (1891). — *G. Piotrowski*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 205 (1893). — *Werigo*: *Pflügers* Archiv. **76**. 522 (1899). — *Noll*: Z. f. allg. Physiol. **3**. 1, 57 (1904). — *F. W. Fröhlich*: Z. f. allg. Physiol. **3**. 148, 455 (1904). — *Fröhlich* u. *Tait*: Ebenda **4**. 105 (1904). — *Fröhlich*: Ebenda. **9**. 10 (1909). — Vgl. ferner *N. Wedensky*: *Pflügers* Archiv. **82**. 134 (1900); **100**. 5 (1903). — Weitere Literatur siehe bei *Max Cremer* im Handbuch der Physiologie. l. c. **4**. (2). 938 (1909). — [2]) Vgl. hierzu *L. Hermann*: Handbuch der Physiologie. **2**. 1, 187 (1879). — [3]) Vgl. hierzu *N. Wedensky*: *Pflügers* Archiv. **100**. 903 (1914). — *J. S. Beritoff*: Z. f. Biol. **78**. 231 (1923). — [4]) Vgl. hierzu *E. D. Adrian*: J. of physiol. **46**. 384 (1903). — *Boruttau* u. *Fröhlich*: Z. f. allg. Physiol. **4**. 153 (1904). — *Fröhlich*: Ebenda. **3**. 468 (1903).

jetzt vorliegende Beobachtungsmaterial, dann erkennen wir, daß der der Erregung zugrunde liegende Vorgang und die Eigenschaft, diese zu leiten, auf das innigste zusammenhängen und wahrscheinlich den gleichen Grundvorgang zu eigen haben. Es ist nicht geglückt, in einwandfreier Weise den Erregungsvorgang und denjenigen der Erregungsleitung für sich zu beeinflussen oder gar die Leitfähigkeit unter Erhaltung der Erregbarkeit und umgekehrt aufzuheben[1]).

Es galt nun, tiefer in das Problem der der Erregung zugrunde liegenden Vorgänge und der Erregungsleitung einzudringen. Es waren in dieser Richtung vor allem die folgenden Versuche erfolgreich. Einmal wurde, wie oben S. 141 erwähnt, mittels inadäquater Reize festgestellt, welche Eigenschaften diese haben müssen, um zu bestimmten Erfolgen zu führen. Weiterhin wurde geprüft, ob der nicht tätige Nerv auch Potentialunterschiede erkennen läßt. Das Studium dieses Problems führte zu einer ganzen Reihe neuer Fragestellungen. Schließlich drängte sich mehr und mehr die Frage auf, ob nicht die Möglichkeit besteht, dem Nerven ein Modell an die Seite zu stellen, an dem sich die gleichen oder doch ähnliche Erscheinungen, wie an ihm, beobachten lassen. Grundlegend für den Versuch einer Lösung dieser Aufgabe war das Studium der Erscheinungen an Nerven während der Durchströmung mit einem konstanten Strom, d. h. es wurde die Frage aufgeworfen, ob auch dann, wenn kein äußerlich wahrnehmbarer Befund ein bestimmtes Geschehen innerhalb des Nerven — etwa an Hand des Verhaltens des zugehörigen Muskels beobachtet — verrät, sich im durchströmten Nerven Veränderungen nachweisen lassen.

Wir wollen nunmehr alle diese Probleme an Hand der zugehörigen Versuche, soweit diese für die Aufklärung des erregten Zustandes und der Erregungsleitung von wesentlicher Bedeutung gewesen sind, betrachten. Beginnen wird mit den Reizversuchen. Es sei zunächst auch an dieser Stelle hervorgehoben, daß wir mit der Besprechung jener Einwirkungen auf den Nerven, die zur Auslösung einer Erregung führen, nicht Erscheinungen begegnen die für ihn spezifisch sind. Jedes protoplasmatische Gebilde ist reizbar und damit erregbar. Was nun den Nerven anbetrifft, so können wir ihn in mannigfacher Weise in den erregten Zustand überführen. Es sind mechanische, thermische, chemische, physikalisch-chemische, elektrische Reize von Erfolg begleitet, sofern sie mindestens Schwellenwert besitzen. Betrachten wir zunächst kurz die einzelnen Reizarten. Der mechanische Reiz kann in verschiedener Weise zur Geltung kommen. Wir können auf einen Nerven einen Druck ausüben oder ihn durchschneiden. Nicht jede Einwirkung eines Druckes ist als Reiz wirksam. Er muß vielmehr eine gewisse Größe haben und diese innerhalb einer bestimmten Zeit erreichen[2]). Steigt der

[1]) Vgl. hierzu u. a. *F. W. Fröhlich*: Z. f. allg. Physiol. **3**. 148, 455 (1904). — *H. Ishikawa*: Ebenda. **13**. 227 (1912). — *G. Lodholz*: Ebenda. **15**. 269 (1913). — *Rinnosuke Shôji*: Acta scholae medicinalis universit. imper. in Kyoto. **1**. 395 (1916). — [2]) Diese Beobachtungen erwecken in uns die Erinnerung an die Auslösung von Berührungsempfindungen. Vgl. Physiologie III, Vorlesung 21.

Druck langsam an, dann bleibt er ohne Erfolg. Ferner lehrt die Beobachtung, daß sehr große Drucksteigerungen dann unwirksam bleiben, wenn sie als hydrostatischer Druck den Nerven von allen Seiten gleichmäßig treffen[1]), daß ein örtliches Druckgefälle erforderlich ist, um eine Erregung auszulösen. Es kann uns nicht genügen, zu wissen, daß eine plötzliche Drucksteigerung einen wirksamen Reiz darstellt, wir wollen vielmehr genauere Beziehungen zwischen der Quantität des Reizes und dem Erfolg kennenlernen. Dazu sind Methoden erforderlich, die uns gestatten, den mechanischen Reiz einmal in seiner Intensität abzustufen und ferner seine zeitliche Folge zu regeln. Es sei gleich an dieser Stelle bemerkt, daß wir nur dann zwei Einwirkungen miteinander vergleichen können, wenn außer ihrer Verschiedenheit keine weiteren Veränderungen und vor allem keine solchen unbestimmbarer Art vorhanden sind, d. h. mit anderen Worten, wir streben an, jeden einzelnen Reiz auf den gleichen Nerven im gleichen Zustand desselben einwirken zu lassen. Es ist ohne weiteres einleuchtend, daß die gewöhnliche Art des mechanischen Reizes des Nerven diese Grundbedingung nicht erfüllt. Durchschneiden wir den Nerven, dann unterbrechen wir zunächst die Möglichkeit der Erregungsleitung über die Schnittfläche hinweg. Ferner erfolgen, wie wir schon S. 116 erfahren haben, bald tiefgehende Veränderungen an den beiden Stumpfenden des Nerven. Endlich vermögen wir nicht, die Durchtrennung des Nerven in ihrer Durchführung quantitativ abzustufen. Besser gelingt die meßbare Steigerung von mechanischen Einwirkungen bei Anwendung von Drucken. So benützt man z. B. ein leichtes Hämmerchen, dessen Schneide quer zum Nerven gestellt wird, und das man von bestimmter Höhe auf diesen herabfallen läßt[2]). Es ließ sich zeigen, daß zwischen einwirkender lebendiger Kraft und Erfolg bestimmte Beziehungen vorhanden sind. Die durch die Druckeinwirkung zustande kommende Deformation des Nerven ist maßgebend für den Erfolg. Zu geringfügige Deformationen bleiben wirkungslos. Erst wenn sie über 10% der Nervendicke ausmachen, zeigt das Erfolgsorgan — z. B. der zugehörige Muskel — eine Reaktion. Mit der Zunahme der Deformation steigt der Erfolg bis zu einer gewissen Grenze. Es wirken solche von 20—50% der Nervendicke maximal. Es kommt jedoch nicht nur darauf an, daß eine bestimmte Deformation erreicht wird, vielmehr hängt der Reizerfolg ganz wesentlich von der Geschwindigkeit ab, mit der sie erfolgt. Je größer diese ist, um so geringer kann die lebendige Kraft — innerhalb gewisser Grenzen — sein, um einen Erfolg zu zeitigen[3]). Folgen sich mechanische, mit Erfolg verknüpfte Reize ausreichend rasch, dann zeigt der mit dem gereizten Nerven in Verbindung stehende Muskel eine Dauerkontraktion (Tetanus). Wir kommen auf diese Reaktionsweise des Muskels auf rasch sich folgende Reize noch zurück.

[1]) *U. Ebbecke*: *Pflügers* Archiv. **157**. 79 (1914). — [2]) *R. Tigerstedt*: Studien über mechanische Nervenreizung. Nordisk med. Archiv **13**. 12 (1881). — Vgl. weitere Methoden bei *Du Bois-Reymond*: Untersuchungen über tierische Elektrizität. **2**. 517 (1849). — *Heidenhain*: Physiol. Studien. Berlin 1856; *Moleschotts* Unters. **3**. 124 (1857). — *Wundt*: Untersuchungen zur Mechanik der Nerven. **1**. Erlangen 1871. — *O. Langendorff* u. *Schubert*: Zbl. f. d. mediz. Wissensch. **20**. 113 (1882). — *v. Uexküll*: Z. f. Biol. **31**. 148 (1895); **38**. 291 (1899). — [3]) *Oinuma*: Z. f. Biol. **53**. 303 (1909). — *M. v. Frey*: Würzburger Sitzungsber. 16. Dez. 1909.

Druckeinwirkungen führen leicht zu Schädigungen. Wir können an uns selbst die Folgen von solchen beobachten. Wir sprechen von einem Eingeschlafensein von Gliedmaßen. Diese Erscheinung folgt einem vorübergehenden Druck auf Nervenstämme. Es gehen an der gedrückten Stelle schließlich Erregbarkeit und Leitvermögen verloren[1]). Wird der Druck auf den Nerven rechtzeitig beseitigt, dann tritt Erholung ein. Wenn jedoch die Druckeinwirkung längere Zeit umfaßt, dann erfolgt Drucklähmung, d. h. die gedrückte Stelle ist schwer geschädigt[2]). Es folgen tiefergehende Veränderungen im Nerven als Folgen der längere Zeit unterbrochenen Ernährung jener Nervenstrecke. Seine funktionelle Kontinuität ist gestört. Es bedarf langer Zeit, bis die Störung beseitigt ist.

Eine weitere Art, Nerven in Erregung zu versetzen, ist die thermische Reizung. Sie erfolgt durch schnelles Abkühlen (bis unter 0°) oder durch rasches Erwärmen (auf 40—45°). So beobachtet man z. B. beim Eintauchen des Ellbogens in Wasser von 0° Schmerzen. Sie werden in das Ausbreitungsgebiet des N. ulnaris projiziert. Ferner treten im Gebiet der vom N. ulnaris versorgten Muskeln vereinzelte Muskelzuckungen auf[3]). Daß die Temperatur innerhalb bestimmter Grenzen an und für sich Einfluß auf die Erregbarkeit und die Leitungsfähigkeit hat, haben wir schon S. 137 hervorgehoben. Die Temperaturgrenzen, innerhalb derer die genannten Eigenschaften steigen bzw. fallen, sind für verschiedene Tierarten und bei dem einzelnen Tier je nach den Nervenarten verschiedene[4]).

Bevor wir auf die Besprechung weiterer Reizarten eingehen, wollen wir, um zu verhindern, daß die Meinung aufkommt, als ob den einzelnen Reizformen ohne weiteres eine besondere Art der Hervorbringung des erregten Zustandes zuzuerkennen sei, hervorheben, daß die von uns zur Anwendung kommenden Reize nicht die Ursache eines bestimmten Geschehens innerhalb des Nerven darstellen, vielmehr sind sie nur als auslösende Momente zu betrachten. Durch sie werden jene Bedingungen veranlaßt, die den erregten Zustand zur Folge haben. Es besteht nun durchaus die Möglichkeit, daß die an und für sich ganz heterogenen Einwirkungen innerhalb des Nerven zu denselben Folgeerscheinungen führen, d. h. daß in allen Fällen der die Erregung bewirkende Reiz der gleiche ist. Wir wollen vorwegnehmen, daß ohne jeden Zweifel dem erregten Zustand ein ganz bestimmtes Geschehen innerhalb des in ihm befindlichen Gewebs- bzw. Zellanteiles entspricht. Der Reiz trifft auf

---

[1]) Vgl. u. a. *Ducceschi*: *Pflügers* Archiv. **83**. 38 (1901). — *A. Bethe*: Allgem. Anat. u. Physiol. d. Nervensystems. l. c. 257. Leipzig 1903. — *R. Tigerstedt*: Studien über mechanische Nervenerregung. Helsingfors 1880. — *Lüderitz*: Z. f. klin. Med. **2**. H. 1 (1881). — *Zederbaum*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 161 (1883). — *Efron*: *Pflügers* Archiv. **36**. 467 (1885). — [2]) Vgl. u. a. *H. Fédéricq*: Z. f. allgem. Physiol. **16**. 213 (1914). — [3]) *E. H. Weber*: *Wagners* Handwörterbuch d. Physiol. **3**. (2) 578 (1846). — Vgl. insbesondere *Paul Schulze*: *Pflügers* Archiv. **214**. 571 (1926). — [4]) *J. Bernstein*: *Pflügers* Archiv. **15**. 289 (1877). — *P. Grützner*: *Pflügers* Archiv. **17**. 215 (1878); **53**. 83 (1893); **58**. 69 (1894). — *W. H. Howell*: J. of physiol. **16**. 298 (1894). — *M. Hafemann*: *Pflügers* Archiv. **122**. 484 (1908). — Vgl. auch *F. Gotch* u. *J. S. Macdonald*: J. of physiol. **20**. 217 (1896). — *R. Dittler*: *Pflügers* Archiv. **126**. 590 (1909). — *W. Thörner*: *Pflügers* Archiv. **195**. 602 (1922). — *Paul Schulze*: *Pflügers* Archiv. **214**. 571 (1926).

eine Summe von Zellvorgängen bestimmter Art, die ohne besondere Einwirkung im Anschluß an fortlaufend sich selbst erzeugende Selbstregulationen innerhalb gewisser Grenzen zum Ausgleich kommen. Erfolgt nun ein Reiz, dann hat das zur Folge, daß ein bestimmter Vorgang — oder mehrere — in bestimmter Richtung beeinflußt wird. Wir kommen auf Vorstellungen bestimmter Art noch zurück und wollen hier nur andeuten, daß angenommen wird, daß Zellgrenzschichten ihren Zustand ändern, und zwar in dem Sinne, daß ihre Durchlässigkeit insbesondere für Ionen eine Veränderung erfährt. Es kommt zur Wanderung von Ionen, und damit entstehen Potentialunterschiede. Wir können ihnen durch Feststellung der bereits erwähnten Erregungsströme folgen. Die Summe aller dieser Umstellungen im Geschehen eines Gewebes bzw. eines Gewebsanteiles nennen wir den erregten Zustand. Das ihn auslösende Moment bezeichnen wir als den Reiz. Wir können uns ganz gut vorstellen, daß der mechanische Reiz, wenn er Erfolg hat, auch in dem Sinne wirkt, daß ein Ionenaustausch im Anschluß an eine veränderte Beschaffenheit von Zellgrenzschichten zustande kommt. Temperatureinflüsse können im gleichen Sinne wirksam sein[1]). Sie machen sich ohne Zweifel in mannigfaltigster Weise geltend. Einmal können höhere Temperaturen dadurch wirken, daß es zu Wasserverlusten und damit zu Konzentrationsänderungen kommt. Ferner wirken Temperaturänderungen auf Stoffwechselvorgänge ein. Diese können sekundär Einfluß auf Zellvorgänge gewinnen, die zu jenem Zustand führen, den wir den erregten nennen. Höhere Temperaturen können ferner durch Veränderung des Zustandes von Eiweißteilchen (Übergang zur Hitzekoagulation!) u. s. w. indirekt zur Erregung führen[2]). Wir erkennen aus diesen Darlegungen, daß der Umstand, daß eine ganze Reihe von Reizarten den Zustand der Erregung bedingen können, unser Interesse weniger fesselt als die Frage, ob ihnen nicht in letzter Linie das eine gemeinsam ist, daß sie ein bestimmtes Geschehen in Gewebsteilen auslösen, dem die Erregung ihr Zustandekommen verdankt. Stellen wir uns auf diesen Standpunkt, dann interessieren uns weniger alle jene Einzelbefunde, die mit dieser oder jener Reizart erhoben worden sind, vielmehr wünschen wir zu erfahren, welche davon die übersichtlichsten Ergebnisse zutage gefördert hat und, soweit unsere Kenntnisse reichen, jenen Vorgängen am nächsten steht, die unter natürlichen Verhältnissen im Anschluß an adäquate Reize zur Auslösung kommen. Nicht in Frage kommen in dieser Richtung c h e m i s c h e und p h y s i k a l i s c h - c h e m i s c h e Reize, d. h. soweit sie künstlich zur Einwirkung gebracht werden. Sie lassen sich nicht genau abstufen und schaffen unübersichtliche Verhältnisse, indem Konzentrationsänderungen und spezifische Wirkungen bestimmter Verbindungen bzw. Gruppen von solchen nicht eindeutig zu trennen sind[3]). Um Chemikalien zur Wirkung zu bringen, sind

---

[1]) Vgl. hierzu die Beobachtung von *Grützner*: *Pflügers* Archiv. **25**. 265 (1881), wonach auf verschiedene Temperaturen erwärmte Stellen von Nerven elektromotorisch wirksam sind. — Weitere Literaturangaben vgl. bei *M. Cremer* im Handbuch d. Physiol. des Menschen. l. c. **4**. (2). 820 ff. (1909). — [2]) *Harless*: Z. f. rat. Med. **8**. (3). 126 (1860). — [3]) Nach *P. Grützner* (*Pflügers* Archiv. **17**. 215 [1878]; **53**. 83 [1893]; **58**. 69 [1894]) erweisen sich zentripetale Bahnen für „chemische" Reize weniger empfänglich als zentrifugale.

relativ hohe Konzentrationen von ihnen erforderlich. Die Raschheit ihrer Aufnahme kann bei vergleichenden Untersuchungen Unterschiede bewirken, die nicht ohne weiteres auf die Wirkung der Struktur des verwandten Stoffes bezogen werden dürfen. Schon der Umstand, daß nicht alle Fasern von Nerven zugleich dem gleichen Reize ausgesetzt werden, macht es unmöglich, quantitative Beziehungen zwischen der angewandten Stoffkonzentration und dem Erfolg festzustellen. Man erkennt die ungleichmäßige Beeinflußung der einzelnen Nervenfasern am Verhalten des zum Nerven gehörenden Muskels. Er zeigt keine einheitliche Kontraktion, vielmehr tritt fibrilläres Zucken oder Flimmern auf. Als wirksam sind Säuren[1]), Alkalien[2]), manche Salze[3]). Alkohole[4]) u. s. w. erkannt worden. Zahlreiche Stoffe steigern in kleinen Mengen die Erregbarkeit isolierter Nerven, während sie in größeren sie herabsetzen und schließlich ganz aufheben. Man spricht im letzteren Falle von einer Narkose des Nerven.

Wir haben schon S. 147 darauf hingewiesen, daß Wasserverlust zu Bedingungen führen kann, die eine Erregung hervorrufen. Dieser Befund ist so lange bekannt, als an isolierten Nerven Versuche angestellt werden. Schützt man diesen nicht sorgfältig vor Verdunstung, dann beobachtet man an den auftretenden heftigen Zuckungen des Muskels — sie sind anfangs klonisch und gehen dann in Dauerkontraktionen über —, daß Reize wirksam sind. Wird dem Nerven die durch Verdunstung entzogene Wassermenge wieder zugeführt, dann geht er wieder in den unerregten Zustand über[5]), vorausgesetzt, daß er nicht schwer geschädigt ist. Überläßt man den Nerven sich selbst, dann folgt auf das Stadium des erregten Zustandes eine Abnahme der Erregbarkeit und der Leitungsfähigkeit. Schließlich erlöschen beide. Der Nerv stirbt ab[6]). Der Befund, daß konzentrierte Kochsalzlösung, Lösungen von Harnstoff, Zucker, Glycerin u. s. w. ähnliche Erscheinungen auslösen, wie sie der vertrocknende Nerv zeigt, macht es wahrscheinlich, daß die durch sie erfolgende Wasserverschiebung im Sinne einer Konzentration der im Nerven enthaltenen Produkte bei der Wirkung der genannten Stoffe von wesentlicher Bedeutung ist.

Unser Einblick in jene Vorgänge im Nerven, die in Beziehung zur Erregung und zur Erregungsleitung stehen, wäre ohne Zweifel auch heute noch ganz wesentlich unvollkommener, als es jetzt der Fall ist, wenn nur die genannten Reizarten zur Verfügung stehen würden, um den unerregten Zustand in den erregten überzuführen. Die wesentlichsten Fortschritte auf diesem Forschungsgebiete verdanken wir der Anwendung des elektrischen Reizes. Schon *Luigi Galvani* war es bekannt[7]), daß Froschschenkel zucken, wenn Muskeln oder die

---

[1]) *P. Grützner*: l. c. — [2]) *Eckhard*: Z. f. rationelle Medizin. **1** (2). 303 (1915). — *W. Kühne*: Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Medizin 213 (1859); 315, 477 (1860). — [3]) Vgl. u. a. *Mathews*: J. of physiol. **11**. 455 (1904). — [4]) *H. Breyer*: *Pflügers* Archiv. **99**. 481 (1903). — [5]) *Kölliker*: Würzburger Verhandl. **7**. 145 (1856); Z. f. wissensch. Zool. **9**. 417 (1858). — *Steinach*: *Pflügers* Archiv. **55**. 506 (1894). — *Boruttau*: *Pflügers* Archiv. **58**. 30 (1894). — [6]) Vgl. hierzu den von *N. E. Wedensky* (*Pflügers* Archiv. **100**. 1 [1903]) geschilderten Zustand der sog. Parabiose. — [7]) Vor ihm hatte schon *Caldani* (1756) festgestellt, daß Froschmuskeln bei der Einwirkung von Elektrizität sich zusammenziehen, jedoch war diese Beobachtung nicht weiter verfolgt worden.

ihnen zugehörigen Nerven mit einem Bogen zweier Metalle (z. B. Zink und Kupfer) berührt werden. Angeregt wurden derartige Versuche durch die folgende Beobachtung. *Galvani* wünschte, zu erfahren, ob atmosphärische Elektrizität Einfluß auf tierische Organe hat. Er hing (20. September 1786) an dem eisernen Gitter der Terrasse seines Hauses mittels eines Metallhakens enthäutete Froschschenkel auf. Jedesmal, wenn diese mit beiden Metallen in Berührung kamen, d. h. wenn die aufgehängten Froschschenkel gegen das Eisengitter anschlugen, zuckten sie. Dabei entfernten sie sich von diesem, um dann beim Übergang in den erschlafften Zustand wieder mit ihm in Berührung zu kommen. Diese Beobachtung bildete den Ausgangspunkt zahlreicher Forschungen. *Galvani* deutete sie im Sinne des Vorhandenseins von elektrischen Strömen in tierischen Geweben. Er hielt an dieser Auffassung auch dann noch fest, nachdem *Volta* in überzeugender Weise dargetan hatte, daß die beobachteten Zuckungen durch jenen elektrischen Strom hervorgebracht werden, den die Metalle mit den Geweben, mit denen sie in Berührung sind, als feuchten Leitern erzeugen, d. h. es waren nicht die in den Muskeln vorhandenen elektrischen Kräfte, die diese in Tätigkeit versetzten, vielmehr entstanden diese unmittelbar im Anschluß an die Bildung des Stromkreises: Metalle und Gewebe. *Galvani* ließ sich von seiner Auffassung, daß die erwähnte Beobachtung die Entdeckung tierischer Elektrizität in sich schließe, nicht abbringen und fügte zu dem zufällig zustande gekommenen Versuche neue. So stellte er fest, daß auch dann Muskelzuckungen auftreten, wenn an Nerven oder Muskeln ein Bogen, der aus dem gleichen Metall besteht, angelegt wird. *Volta* bewies, daß das Metall an den berührten Stellen Ungleichheiten aufweist, und darauf die Entstehung von Potentialunterschieden beruht. *Galvani* gab auch jetzt noch nicht seine Schlußfolgerungen auf, vielmehr experimentierte er weiter und fand, daß der Froschschenkel auch dann zuckt, wenn Metalle ganz vermieden werden, und man den frei präparierten N. ischiadicus eines Froschschenkels so auf den M. gastrocnemius auffallen läßt, daß er Bauch und Sehne (Achillessehne) dieses Muskels in größerer Ausdehnung plötzlich berührt. Dieser Versuch gelingt übrigens nicht immer. Will man einen regelmäßigen Erfolg erzielen, dann verfährt man nach *Alexander von Humboldt* (1798) so, daß man den Nerven auf die Oberfläche und zugleich einen Querschnitt eines Froschmuskels fallen läßt. Wir kommen auf derartige Versuche noch zurück. Hier sei nur hervorgehoben, daß *Galvani*, in einem Irrtum befangen, schließlich doch, wie später *E. du Bois-Reymond*[1]) zeigen konnte, mit der zuletzt genannten Versuchsanordnung (Zuckung ohne Metalle) den Beweis für die Entstehung elektrischer Ströme in tierischen Geweben erbracht hat.

Die Beobachtungen *Galvanis* — Zuckung von Muskeln mit und ohne Metalle — bilden die Grundlage für zwei im Laufe der Jahre mehr und mehr ausgebaute Forschungsgebiete. Einerseits nimmt von ihnen aus die Erforschung der Beziehungen zwischen Reiz und Erfolg ihren Ausgang, und andererseits stellen sie die Wiege der gesamten

[1]) *E. du Bois-Reymond*: Untersuchungen über tierische Elektrizität. **1** (1848); **2** (1) (1849); **2** (2) (1884).

Elektrobiologie dar[1]). Es ist ganz besonders reizvoll, der Entwicklung der gesamten Forschungen auf den erwähnten beiden Gebieten zu folgen. Mit großer Ehrfurcht blicken wir auf das nun bald einundeinhalb Jahrhunderte umfassende Ringen zahlreicher Forscher um Fragen von allgemeinster Bedeutung für das Geschehen in der gesamten Organismenwelt. Reiz, Erregung und Erregungsleitung bilden die Grundlage aller Wechselbeziehungen zur Außen- und Innenwelt des einzelnen Organismus. Rätselhaftes Geschehen ist im Laufe der Zeit in immer innigeren Zusammenhang mit Vorgängen gebracht worden, für die wir in der unbelebten Natur entsprechende Beispiele kennen. Alle Fortschritte in der Erkenntnis der elektrischen Kräfte, ihrer Wirkungen und ihrer Entstehung und insbesondere Studien an Elektrolyte enthaltenden Lösungen unter Anwendung von Modellen, die in Anlehnung an die in Geweben vorhandenen Strukturen aufgebaut sind (durch Membranen u. dgl. getrennte Lösungen von in bestimmtem Zustand befindlichen Teilchen). haben bestimmend auf die Auffassung der Wirkung elektrischer Reize auf tierische Gewebe und insbesondere auf unsere Vorstellungen über das Wesen der bioelektrischen Ströme gewirkt.

Aus der großen Fülle von Feststellungen wollen wir nur diejenigen berücksichtigen, auf die sich die jetzt herrschende Auffassung des Einflusses elektrischer Energie auf tierische Gewebe und insbesondere auf den Nerven im wesentlichen stützt. Wir beginnen in Fortsetzung der schon gemachten Mitteilungen über die Auslösung des erregten Zustandes mittels verschiedener Reizarten mit der Besprechung von Versuchen, bei denen elektrische Energie als Reiz zur Anwendung kam. Der elektrische Reiz bietet in vieler Hinsicht große Vorteile gegenüber den übrigen Reizarten. Zunächst besteht die Möglichkeit, ihn nach Stärke, Verlauf, Dauer u. s. w. genau abzustufen. Dazu kommt, daß nach Ausübung des Reizes und Ablauf der durch ihn hervorgerufenen Veränderungen im beeinflußten Gewebe der Ausgangszustand wiederhergestellt wird, d. h. der Reiz hinterläßt in der Regel keine dauernden Veränderungen. Damit ist eine Grundforderung jeder vergleichenden Untersuchung erfüllt. Wir können ein und denselben Reiz mehrfach unter gleichen Bedingungen anbringen und feststellen, ob die in seinem Gefolge auftretenden Erscheinungen sich gleichbleiben. Wir können die Einzelreize zeitlich verschieden ausdehnen und sie sich in verschiedenen Abständen folgen lassen. Wir haben es ferner in der Hand, die Stromrichtung zu verändern. Es zeigte sich, daß der in der Längsrichtung des Nerven strömende elektrische Strom am wirksamsten ist. Wird er senkrecht auf die Nervenachse zugeleitet, dann ist er ohne Wirkung[2]). Dazu ist zu bemerken, daß es praktisch unmöglich sein dürfte, die Gesamtheit der in einem Nerven vereinigten Fasern gemeinsam senkrecht zu treffen, weil diese nicht vollkommen parallel verlaufen[3]). Vor allem sind wir auch imstande, die Stärke des Reizes genau abzustufen. Wir erhalten so die Möglichkeit eines genauen Vergleiches des Erfolges

[1]) Vgl. hierzu *Julius Bernstein*: Elektrobiologie. Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig 1912. — [2]) *J. Albrecht, A. Meyer* u. *L. Giuffrè*: *Pflügers* Archiv. **21**. 462 (1880). — Vgl. hierzu auch *M. Chiba* u. *F. Plattner:* Z. f. Biol. **83**. 507 (1925). — *P. Schulze*: *Pflügers* Archiv. **211**. 157 (1926). — [3]) Vgl. hierzu *P. Schulze*: *Pflügers* Archiv. **211**. 157 (1926).

verschieden starker Einwirkungen auf den Nerven. Es sei gleich betont, daß nicht die Stromstärke als solche für die Wirksamkeit eines Reizes in Frage kommt, vielmehr ist es die Stromdichte, das ist das Verhältnis der Stromstärke zum Querschnitt des Leiters[1]). Dieser Befund ist von großer praktischer Bedeutung. Man kann einem zu reizenden Gebilde den elektrischen Strom durch zwei ungleich große Elektroden vermitteln. Wählt man die eine mit sehr kleinem und die andere mit sehr großem Querschnitt, dann zeigt sich nur von der ersteren aus erregende Wirkung.

Im Laufe der Zeit ist mehr und mehr erkannt worden, daß die Annahme, daß der ausgeübte elektrische Reiz sich ausschließlich von der angewandten Stromstärke bzw. Stromdichte u. s. w. aus beurteilen lasse, nicht ohne weiteres zutrifft. Der dem Organismus bzw. bestimmten Geweben zugeführte elektrische Strom stößt auf Widerstände. Diese sind keine gegebenen. Sie unterliegen, wie wir noch erfahren werden, Änderungen, so daß zwei elektrische Reize, die genau gleichen „physikalischen" Wert besitzen, dadurch ungleichwertig werden können, daß beide auf einen verschiedenen Widerstand stoßen. Ferner werden wir noch erfahren, daß ein ausgeübter Reiz eine veränderte Erregbarkeit bedingen kann. Ihre Dauer ist zeitlich beschränkt. Folgt ein Reiz einem zweiten genügend rasch, dann trifft er in die Periode der Veränderung der Erregbarkeit. Sein Erfolg wird dadurch beeinflußt. Obwohl diese Einschränkungen der oben erwähnten Vorzüge für den elektrischen Reiz sehr bedeutungsvoll sind, bleiben diese gegenüber den übrigen Reizarten bestehen. Wesentlich ist, daß wir wissen, daß der von außen zugeführte Reiz nicht in vollem Ausmaße zur Wirkung kommt, und ferner Erregbarkeitsveränderungen zu berücksichtigen sind.

Es werden in der Hauptsache die folgenden Methoden angewandt, um elektrische Reize anzubringen. Einmal wählt man den sog. galvanischen bzw. konstanten Strom. In Abb. 49, S. 152, ist in Form eines einfachen Schemas eine entsprechende Versuchsanordnung dargestellt. Von einer Stromquelle (Element, Akkumulator u. s. w.) verlaufen Leitungsdrähte zu je einem Ende (*a* und *b*) einer etwa 1—$1^1/_2$ *m* langen Metallsaite (Rheochord). Von *a* aus wird der Strom zum Nerven abgezweigt. Er kehrt bei *c* wieder in den Stromkreis zurück. Durch Verschiebung von *c* (*c* ist in Gestalt eines Reiterkontaktes auf der Metallsaite verrückbar) läßt sich die vom Strom zu durchfließende Strecke *c*—*b* vergrößern bzw. verkleinern und damit der Widerstand im Stromkreis erhöhen oder vermindern. Damit wird zugleich die Stromstärke entsprechend beeinflußt. Eine weitere Methode ist die Anwendung des induzierten Stromes. Abb. 50, S. 152, stellt dar, wie von der sekundären Spule eines Induktoriums Leitungsdrähte zu Elektroden (*a* und *b*) verlaufen, die einem Nerven anliegen. Diese Methode ermöglicht es, zeitlich begrenzte Reize in Form von Stromstößen anzubringen. Im primären Stromkreis befindet sich ein Nebenschlüssel, der es ermöglicht, den induzierenden Strom zu schließen und zu öffnen. Die geschilderte Versuchsanordnung bietet der zuerst genannten gegenüber

[1]) Vgl. *H. Boruttau* u. *L. Mann*: Handbuch d. ges. mediz. Anwendung der Elektrizität **1**. 558. W. Klinkhardt, Leipzig (1909). — *L. Hermann* u. *Fr. Matthias*: *Pflügers* Archiv. **57**. 391 (1894). — Vgl. insbesondere *W. Steinhausen*: *Pflügers* Archiv. **193**. 171 (1922).

den Vorteil, daß die zu reizenden Gewebe nur kurze Zeit einer Einwirkung ausgesetzt sind. Das gleiche Ziel erreicht man bei Anwendung von Kondensatorentladungen[1]).

Beginnen wir bei Einschaltung des Nerven in den primären Stromkreis mit ganz schwachen Strömen (Versuchsanordnung wie in Abb. 49. dann beobachten wir weder beim Schließen noch beim Öffnen des

Abb. 49.

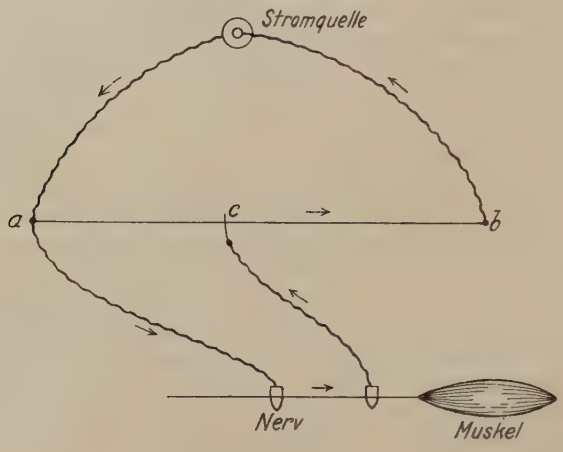
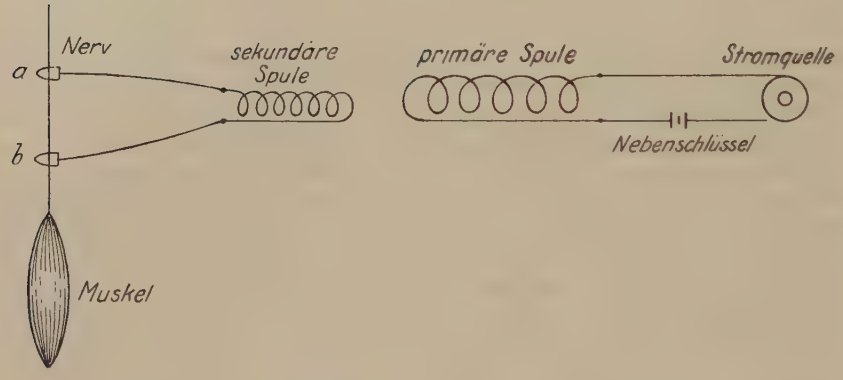


Abb. 50.



Stromes besondere Erscheinungen. Wir benützen als Erfolgsorgan den zugehörigen Muskel. Er bleibt in Ruhe. Verstärken wir den Strom, dann kommt es schließlich zu einem Erfolg. Wir benützen hier die gleichen Bezeichnungen, die wir bei der Besprechung der Funktionen der

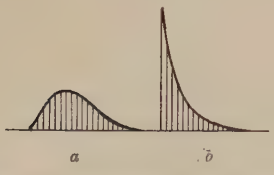
[1]) *Paul Dubois*: Untersuchungen über die physiologische Wirkung der Kondensatorentladungen. Berlin 1888.

Sinnesorgane verwendet haben. Wir erfuhren damals, daß es Reize gibt, die keine Empfindung bzw. keinen Reflexvorgang auszulösen vermögen. Wir nannten solche unterschwellige Reize. Wird der Reiz gesteigert, dann tritt bei einer bestimmten Reizstärke ein erstmaliger Erfolg ein. Es ist der Schwellenreiz erreicht. Bei weiterem Ansteigen der Stärke des Reizes sind die Wirkungen bis zu einer bestimmten Grenze intensiver. Es kommen überschwellige Reize zur Geltung. Ebenso sprechen wir bei der Reizung von Nerven, Muskeln u. s. w. von unterschwelligen, schwelligen und überschwelligen Reizen. Als Maßstab wählen wir das Ausbleiben oder das Eintreten eines Erfolges nebst seinem Ausmaße. Auch dann, wenn der elektrische Reiz als solcher in Gestalt eines Stromstoßes wirksam ist, bemerken wir, solange die Stromdichte — es gilt dies allerdings nur innerhalb gewisser Grenzen — unverändert bleibt, d. h. solange der Strom geschlossen ist, bei motorischen Nerven keine Erscheinungen, die auf eine Erregung hinweisen. Wir werden bald erfahren, daß trotzdem ein charakteristischer Einfluß des konstanten Stromes auf den Nerven vorhanden ist. Uns interessiert zunächst, daß nicht die absolute Größe der Stromdichte es ist, die als Reiz wirksam wird, vielmehr sind es ihre Schwankungen, und zwar müssen diese innerhalb kurzer Zeit erfolgen. Läßt man die Stromdichte ganz allmählich ansteigen, oder vermindert man sie nach und nach, dann bleibt die erregende Wirkung aus. Man hat von einem Ein- und Ausschleichen des Stromes gesprochen. Selbst dann, wenn Stromdichten erreicht werden, die, wenn sie von einem niederen Werte ausgehend, plötzlich hergestellt würden, einen starken Erfolg, z. B. in Gestalt einer kräftigen Muskelkontraktion zur Folge haben würden, bleibt jede Reaktion des zugehörigen Muskels aus, wenn man die Stromdichte innerhalb gewisser Grenzen ganz allmählich steigert. Nach dieser Beobachtung ist nicht die Stromdichte als solche (die ja ihrerseits in Beziehung zur Stromstärke steht) für die erregende Wirkung maßgebend, sondern die Geschwindigkeit der Stromdichteschwankung[1]). Schließen wir einen konstanten Strom, dann steigt die Stromdichte sofort von Null auf die dem Verhältnis der Stromstärke zum Querschnitt des Leiters entsprechende Stromdichte. Umgekehrt fällt diese vom erreichten Wert unmittelbar auf Null, wenn der konstante Strom geöffnet wird. Verwenden wir Induktionsströme (Stromstöße), dann haben wir gleichfalls einen sehr steilen Verlauf der Stromdichteschwankung. Man hat in diesen Fällen von Momentreizen gesprochen. Man kann nun auch mittels besonderer Vorrichtungen Ströme hervorbringen, die in einer meßbaren Zeit ansteigen, d. h. es vollzieht sich die Zunahme der Stromdichte mit endlicher Geschwindigkeit[2]). Man nennt solche Reize Zeitreize. Vergleicht man Moment- und Zeitreize, so ergibt sich, daß die ersteren ganz

[1]) *E. du Bois-Reymond*: Untersuchungen über tierische Elektrizität. Berlin **1**. 258 (1848); vgl. ferner Gesammelte Abhandl. **1**. 198 (1875). — [2]) *E. v. Fleischl*: Sitzgsber. der Akad. d. Wissensch. zu Wien, math.-naturwiss. Kl. **76** (3). 138 (1877): **82** (3) 133 (1880). — *J. v. Kries*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 347 (1884); *Pflügers* Archiv. **176**. 302 (1919). — *Lucas*: J. of physiol. **36**. 253. (1907).

bedeutend wirksamer sind[1]). Es steht diese Beobachtung in Einklang mit der oben erwähnten Möglichkeit des Einschleichens des Stromes in den Nerven. In diesem Fall ist der Zeitreiz besonders stark ausgedehnt, d. h. der Stromanstieg ist besonders flach. Wir können uns vom steilsten Stromanstieg beim Momentreiz alle Abstufungen denken bis zu jenem Stromverlauf, der ohne Wirkung bleibt, obwohl die Stromdichte als solche für einen überschwelligen Reiz ausreichen würde. Ein besonders schönes Beispiel für die verschiedene Wirksamkeit des Moment- und Zeitreizes liefert der Stromstoß, der von der sekundären Spule eines Induktoriums bei Schließung und Öffnung des primären Stromes zur Wirkung kommt. Obwohl in beiden Fällen den Nerven (bzw. ein anderes Gewebe) gleiche induzierte Elektrizitätsmengen durchströmen, tritt bei der Öffnung des primären Stromes in der Regel eine bedeutend stärkere Wirkung auf als bei dessen Schließung. Es rührt dies daher, daß bei der Öffnung der Stromabfall ein sehr steiler ist, während bei der Schließung durch Selbstinduktion (Extrastrom genannt) von Schlinge zu Schlinge der primären Spule der Stromanstieg gehemmt wird[2]). Im ersteren Falle kommt die Hauptmenge der Elektrizität im Beginn zur Wirkung, während sie im letzteren allmählich einsetzt. Vgl. hierzu Abb. 51. Es wird so der „Schließungsreiz" zu einem Zeitreiz, während der „Öffnungsreiz" einen Momentreiz darstellt. *Gildemeister*[3]) hat unter Zugrundelegung der graphischen Darstellung[4]) des Stromverlaufes die Lage des „Schwerpunktes" zum Anfang des Reizes in Beziehung zu seiner Wirkung gebracht. Er liegt beim Öffnungsreiz diesem näher als beim Schließungsreiz. Als Kardinalzeit bezeichnet *Gildemeister* jene Zeit, die vom Beginn des Reizes bis zur Erreichung des Schwerpunktes vergeht. (Vgl. hierzu Abb. 52.)

Abb. 51.



a = Verlauf des Schließungsinduktionsstromes
b = Verlauf des Öffnungsinduktionsstromes

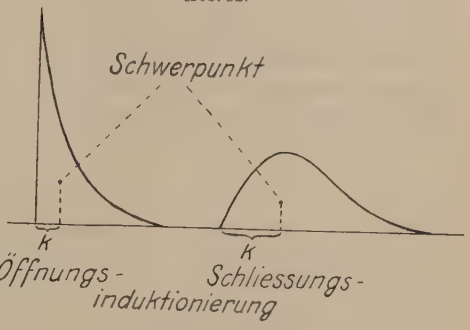
Es sei hier eingefügt, daß schon frühzeitig Beobachtungen gemacht worden sind, die zeigten, daß die Änderung der Stromdichte nur ein Glied in der Reihe jener Einwirkungen sein kann, die zur Auslösung des erregten Zustandes führen. So konnte gezeigt werden, daß beim Durchleiten eines konstanten Stromes bestimmter Dichte durch einen Nerven eine Dauerkontraktion des zugehörigen Muskels erfolgt (sog. Schließungstetanus[5]). Wird ein sensibler Nerv durchströmt,

---

[1]) Vgl. *Martin Gildemeister*: *Pflügers* Archiv. **140**. 609 (1911). — [2]) Vgl. u. a. *J. Erlanger* und *W. E. Garrey*: Americ. j. of. physiol. **35**. 377 (1915). — Vgl. auch *J. Bernstein*: *Pflügers* Archiv. **164**. 198 (1916). — [3]) *Martin Gildemeister:* Z. f. Biol. **62**. 358 (1913). — [4]) Die Stromform wird graphisch dadurch dargestellt, daß man auf die Abszisse die Zeiten und auf die Ordinate die zugehörigen Intensitäten aufträgt. Die Elektrizitätsmenge wird dann durch die von der »Intensitätskurve« und der Abszisse eingeschlossene Fläche dargestellt. — [5]) Vgl. hierzu *E. Pflüger*: Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus. 446. Berlin 1859. — *Fick*: Beiträge zur vergleichenden Physiologie irritabler Substanzen. Fr. Vieweg, Braunschweig 1863; Untersuchungen über die elektrische Nervenreizung. Fr. Vieweg, Braunschweig 1864. — *Engelmann*: *Pflügers* Archiv. **3**. 304 (1870). — Vgl. auch *M. v. Frey*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 43 (1883).

dann tritt auch dann, wenn die Stromdichte nicht geändert wird, eine Empfindung auf. Wir kommen auf diese wichtigen Beobachtungen noch zurück. Erwähnt sei schon hier, daß der ausgeübte Reiz, und das gilt insbesondere auch für den elektrischen, nicht nur von dem Gesichtspunkte der von außen bewirkten Einwirkung beurteilt werden darf, vielmehr muß klargestellt werden, in welcher Intensität der einzelne Reiz jeweilen bei dem in Erregung zu versetzenden Gebilde — in unserem Falle ist es der Nerv — eintrifft (vgl. hierzu S. 151). Wir werden noch erfahren, daß der Widerstand, der dem elektrischen Strom von den Geweben dargeboten wird, während seiner Zufuhr Änderungen erleidet. Insbesondere haben Versuche, Nerven mittels Kondensatorentladungen zu reizen, die Bedeutung der Elektrizitätsmenge für den Reizerfolg klargelegt[1]). Es haben dann vor allem Studien über das Verhalten des Muskels bei Reizung vom Nerven aus beim Schließen und Öffnen eines konstanten Stromes bei verschiedener Zeitdauer des geschlossenen Stromkreises Ergebnisse gezeitigt, die einen tieferen Einblick in die Beziehungen zwischen zeitlichem Verlauf eines Stromes und der Reaktion des gereizten Gewebes ermöglichen.

Abb. 52.



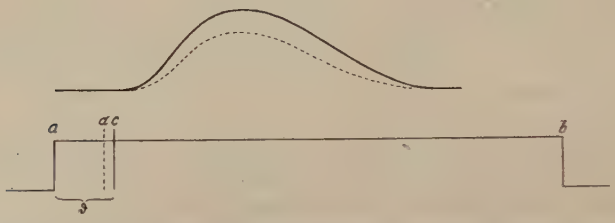
Betrachten wir zunächst die Durchführung eines einfachen Reizversuches. Es wird der Stromkreis geschlossen und festgestellt, ob der mit dem gereizten Nerven in Zusammenhang stehende Muskel zuckt. Dann wird der Stromkreis wieder geöffnet. *Gildemeister*[2]) hat sich nun die Frage vorgelegt, was für Folgen auftreten, wenn nicht abgewartet wird, bis die Kontraktion des Muskels abgelaufen ist, der Strom vielmehr schon zu einer Zeit aufhört, in der dieser noch in Verkürzung begriffen ist. Es wurde so vorgegangen, daß mittels besonderer Einrichtungen die Öffnung des Stromes fortlaufend näher an die Schließung herangelegt wurde. Es zeigte sich, daß zunächst die Wirkung des Reizes unverändert blieb. Schließlich wurde ein Zeitintervall zwischen Schließung und Öffnung gefunden, bei dem eben noch der volle Erfolg

[1]) Zahlreiche Abhandl. von *Hoorweg*: *Pflügers* Archiv. **52**. 87 (1892) bis **85**. 106 (1901); **87**. 94 (1901). Weitere Literatur vgl. bei *Max Cremer*: S. 834 ff. l. c. S. 147, Zitat [1]). — Vgl. vor allem auch *Biedermann*: Elektrophysiologie. 267 ff. Jena 1895. — [2]) *Martin Gildemeister*: Z. f. Biol. **62**. 358 (1913). — Vgl. auch *A. Fick*: Untersuchungen über elektrische Nervenreizung. Friedr. Vieweg, Braunschweig 1864. — *E. v. Brücke*: Sitzgsber. der Akad. der Wissensch. Wien, math.-physik. Kl. **58** (2). 451 (1868). — *J. v. Kries*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 337 (1884). — *Paul Dubois* l. c. S. 152, Zitat [1]). — *W. Biedermann*: Elektrophysiologie. G. Fischer, Jena 1895. — *C. Weiß*: C. r. de la soc. de biol. **53**. 400, 440, 466, 523 (1901); J. de la physiol. **5**. 239 (1903). — *J. Cluzet*: J. de physiol. et pathol. génér. **6**. 204 (1904); **10**. 392 (1908). — *L. u. M. Lapicque*: C. r. de la soc. de biol. **1**. 501, 896 (1905/6). — *A. Eucken*: *Pflügers* Archiv. **123**. 454 (1908). — *L. Hermann*: *Pflügers* Archiv. **127**. 172 (1909). — *Keith Lucas*: J. of physiol. **39**. 461 (1910). Vgl. weitere Literatur bei *M. Gildemeister*: l. c.

der vorausgehenden Reize erreicht wurde, während seine weitere Verkürzung zu einer Herabsetzung der Wirkung führte, d. h. der Muskel zeigte eine geringere Verkürzung. *Gildemeister* nennt jenes Zeitintervall zwischen Schließung und Öffnung, das gerade eben ausreicht, um noch die volle Wirkung zu entfalten, Nutzzeit des elektrischen Reizes. Man kann sie als die Zeit ansprechen, die der Strom braucht, um eben noch einen vollen Erfolg zu erzielen. Die Kenntnis der Nutzzeit ermöglicht von jener Zeit, während der ein Strom durch ein Gewebe, z. B. einen Nerven, geleitet wird, jenen Anteil abzugrenzen, der für die Reizwirkung in Betracht kommt. Der übrige Zeitanteil ist für sie ohne Bedeutung. Vgl. hierzu das in Abb. 53 wiedergegebene Schema[1]).

Die Nutzzeit bildet nicht nur einen Teil jener Zeit, während der ein konstanter Strom beim Schließen und Öffnen bei gewöhnlicher Art der Durchführung des Versuches ein Gewebe durchströmt, vielmehr läßt

Abb 53.



Die obere ausgezogene Kurve stellt die maximale Zuckung eines von seinem Nerven aus gereizten Muskels dar. Die untere Linie versinnbildlicht den zur Reizung verwendeten konstanten Strom. *a* bedeutet den Augenblick des Stromschlusses. Bei *b* findet die Öffnung statt. Wird der Strom schon bei *c* geöffnet, dann bleibt die Zuckungskurve unverändert. Wird jedoch noch früher geöffnet (bei δ), dann fällt diese niedriger aus (punktierte Kurve). Somit ist *a c* = die Nutzzeit. *c b* stellt jene Zeit dar, während der die Durchströmung für die Reizwirkung außer Betracht fällt.

sich nachweisen, daß auch bei Anwendung von Stromstößen ein Teil ihrer Dauer ohne Reizwirkung ist. Darüber hinaus läßt sich zeigen, daß auch bei länger dauernder Zuleitung eines elektrischen Stromes ein Stromstoß die Auslösung einer Erregung veranlaßt[2]). Die sehr rasch und sehr vollkommen polarisierbaren Nervenfasern — das gleiche gilt für Muskelfasern, Epidermiszellen — bedingen, daß eine an sie angelegte Spannung innerhalb gewisser Grenzen in kurzer Zeit durch ihre Gegenspannung ganz oder doch nahezu ganz kompensiert wird. Dadurch wird der anfangs fließende Strom auf Null oder doch einen kleinen Betrag vermindert. Das hat zur Folge, daß die Nervenfasern bei der Schließung eines Stromes einen Stromstoß von bestimmter Energie erfahren. Er wird bei längerer Dauer der Stromzuführung nicht mehr vergrößert. Bei der Öffnung des Stromes erfolgt die Entladung des Polarisationsstromes, wodurch ein Reizstoß in entgegengesetzter Richtung zur

---

[1]) Entnommen: *M. Gildemeister*: Z. f. Biol. **62**. 362 (1913). — [2]) *H. Ebbecke*: *Pflügers* Archiv. **211**. 485 (1926); **212**. 121 (1926). — Vgl. hierzu auch *G. H. Bishop, J. Erlanger* u. *H. S. Gasser:* Americ. j. of physiol. **76**. 204 (1926).

Auslösung kommt. Von diesen Gesichtspunkten aus erhalten wir eine bestimmte Vorstellung vom Wesen der Nutzzeit. Sie umfaßt jenen Anteil des zugeführten Stromes, der nicht durch Kompensation ausgeglichen ist.

Mit der Feststellung der Nutzzeit ist eine Grundlage geschaffen, die gestattet, ihre Dauer unter verschiedenen Bedingungen zu beobachten und damit die Beziehungen zwischen Reizwirkung und Zustand des zu reizenden Gewebes enger zu knüpfen. Zunächst zeigte es sich, daß die Nutzzeit von der Natur des Gewebes abhängig ist. So ergab sich, daß sie bei ein und demselben Individuum bei verschiedenen Muskeln verschieden lang ist[1]). Wendet man den konstanten Strom an, und geht man von der eben merklichen (minimalen) Wirksamkeit desselben aus, so erhält man z. B. beim Menschen für den M. biceps (vom zugehörigen Nerven aus gereizt) eine Nutzzeit von 1—2 σ[2]), für den M. tibialis anticus von 5—8 σ und für die Gesichtsmuskeln (vom N. facialis aus) eine solche von 4—8 σ. Nun wissen wir, daß der Biceps sich rascher kontrahiert als der Tibialis anticus. Nach allen vorliegenden Erfahrungen besteht ganz allgemein zwischen der Nutzzeit und der Reaktionsdauer der Muskeln ein Parallelismus.

Die für eine bestimmte Gewebsart bei Anwendung eines bestimmten Reizes unter gewöhnlichen Bedingungen innerhalb bestimmter Grenzen charakteristische Dauer der Nutzzeit kann durch mancherlei Bedingungen beeinflußt werden. Mit zunehmender Temperatur wird sie verkürzt und mit abnehmender vergrößert[3]). Besonders interessant ist die Feststellung, daß durch Erhöhung des Kalkgehaltes des umgebenden Mediums eine Verkürzung der Nutzzeit eintritt[4]). Sie nimmt umgekehrt zu, wenn er vermindert wird. Es eröffnet sich hier ein weites Gebiet der Forschung, vermögen wir doch an Hand der Bestimmung der Nutzzeit einer Fülle von Fragestellungen nachzugehen. Wir wollen nur einige davon andeuten. So lassen sich z. B. mittels der Nutzzeitbestimmung Einflüsse von Giften auf bestimmtes Geschehen in Geweben verfolgen. Weiterhin ermöglicht es die systematische Verfolgung der Nutzzeitdauer, Veränderungen in Nerven und auch anderen Geweben während des Fortschreitens einer Degeneration zu folgen. Ebenso läßt sich der Vorgang der Regeneration studieren.

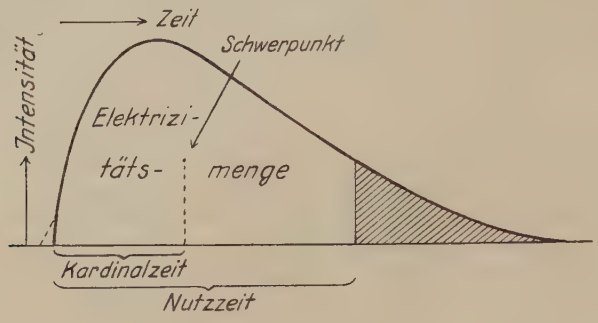
Aus der vorliegenden Darstellung erkennen wir, daß die Wirkung eines elektrischen Reizes von mannigfachen Momenten abhängig ist. Es bedeutet diese Erkenntnis gegenüber der früheren Annahme, wonach einzig und allein die Änderung in der Stromintensität für den Reizerfolg maßgebend sein sollte, einen großen Fortschritt. Fassen wir zusammen, dann können wir für die Reizwirkung eines Einzelreizes als maßgebend Elektrizitäts-

---

[1]) Vgl. hierzu *W. Achelis* u. *M. Gildemeister*: Deutsches Arch. f. kl. Med. **117**. 586 (1915). — *L.* u. *M. Lapicque*: C. r. de la soc. de biol. **1**. 501 (1905). — *Keith Lucas*: J. of physiol. **39**. 461 (1910). — [2]) $\sigma = {}^1/_{1000}$ Sekunde. — [3]) *L. Lapicque*: J. de physiol. et pathol. génér. **9**. 620 (1907). — *Keith Lucas*: J. of physiol. **39**. 461 (1910). — [4]) *Keith Lucas*: J. of physiol. **39**. 461 (1910). — *E. Kahn*: *Pflügers* Archiv. **143**. 428. (1911). — Vgl. auch *D. Jahn*: *Pflügers* Archiv. **206**. 66 (1924).

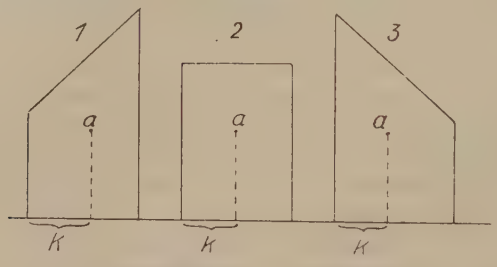
menge, Nutz- und Kardinalzeit betrachten. In Abb. 54[1]) sind diese Faktoren der Reizwirkung graphisch dargestellt. Bei gegebener Nutzzeit und gegebener Elektrizitätsmenge ist ein Stromstoß um so wirksamer, je kleiner die Kardinalzeit ist. In Abb. 55 sind drei Stromstöße graphisch dargestellt[2]). Sie haben gleiche Nutzzeit und gleiche

Abb. 54.



Fläche, jedoch verschiedene Kardinalzeiten. Die letztere Zeit ist bei Stromstoß 3 am kleinsten, daher wird er am wirksamsten sein[3]). Haben zwei Stromstöße die gleiche Elektrizitätsmenge, so ist derjenige wirksamer, dessen Schwerpunkt dem Anfang des Reizes näher liegt. Ist bei zwei

Abb. 55.



a = Schwerpunkt, k = Kardinalzeit.

solchen die Kardinalzeit gleich lang, dann ist derjenige Stromstoß der wirksamere, dessen Elektrizitätsmenge größer ist. Diese von *Gildemeister*[3]) aufgestellten allgemeinen Regeln des elektrischen Reizes gelten nur für einzelne Reize in der Nähe der Schwelle.

[1]) Entnommen: *M. Gildemeister*: *Pflügers* Archiv. **131**. 199 (1910). — [2]) Vgl. hierzu *Max Bloch*: Inaug.-Diss. Breslau 1926. — [3]) *Martin Gildemeister*: *Pflügers* Archiv. **131**. 199 (1910).

Hier sei kurz eingefügt, daß *Lapicque*[1]) zur Prüfung der Erregbarkeit von Nerven oder Muskeln ein etwas anderes Verfahren zur Anwendung bringt, als es der Bestimmung der Nutzzeit entspricht. Er stellt zunächst den Schwellenwert unter Verwendung konstanter elektrischer Spannung fest. Es wird dann die ermittelte Schwellenspannung verdoppelt und damit ein überschwelliger Reiz erzeugt. Nunmehr wird jene Zeit festgestellt, während welcher der der verdoppelten Schwellenspannung entsprechende Strom einwirken muß, um eben gerade den Erfolg des Schwellenreizes zu erzielen. Diese Zeit ist K e n n z e i t oder C h r o n a x i e genannt worden. Sie ist, wie aus der geschilderten Feststellung der Nutzzeit hervorgeht, mit dieser nicht identisch[2]).

Es ist nun von größtem Interesse, daß es *Ebbecke*[3]) an Hand eines Modelles geglückt ist, für den Begriff der Nutzzeit und vor allem der Kennzeit eine klare Vorstellung zu schaffen. Im Mittelpunkt des ganzen Problems des Erregungsvorganges steht, worauf wir noch eingehender zurückkommen, die Änderung in der vorhandenen Ionenkonzentration, d. h. mit anderen Worten, die sich ausbildende P o l a r i s a t i o n. Gehen wir von einem polarisierbaren erregbaren Gebilde, dessen Dimensionen wir uns mikroskopisch klein vorstellen müssen, und das wir in seinem Verhalten gegenüber dem zugeführten elektrischen Strom mit einem Kondensator vergleichen können, aus, so zeigt sich, daß für eine bestimmte Spannung die Polarisation schon nach kurzer Zeit ihr Maximum erreicht. Es läßt sich bei längerer Stromdauer nicht überbieten. Den Grad der Polarisation und die Raschheit der Aufladung können wir z. B. mittels eines Kapillarelektrometers, an das wir eine kleine Spannung anlegen, am Stand des Quecksilbermeniskus in der Kapillare ablesen. Der wirksame Stromanteil erweist sich als ein sehr kurzer Stromstoß. S e i n e D a u e r, d i e d e r L a d u n g s z e i t e n t s p r i c h t, s t e l l t d i e N u t z z e i t d e s e r r e g b a r e n G e b i l d e s d a r. Wir haben bereits darauf hin-

---

[1]) *Louis Lapicque*: C. r. de la soc. biol. **67**. 208 (1909); L'excitabilité en fonction du temps. La chronaxie, sa signification et sa mesure. Les presses universit. de France. Paris 1926. Hier findet sich eine ausgezeichnete Darstellung des ganzen Problems. — Vgl. weitere Literaturangaben bei *E. Blumenfeldt*: Arch. f. d. ges. experim. Med. **35**. 76 (1923). — Vgl. vor allen *G. Weiss*: Arch. italiennes de biol. **35**. 1 (1901). — *M. Gildemeister*: *Pflügers* Archiv. **124**. 447 (1908). — Vgl. ferner: *G. Banu, G. Bourguignon* u. *H. Laugier*: C. r. de la soc. de biol. **85**. 49 1921). — *G. Bourguignon* u. *H. Laugier*: Ebenda. **84**. 440 (1921). — *A. Strohl*: Ebenda. **84**. 563 (1921). — *Bourguignon*: La chronaxie chez l'homme. Masson & Cie., Paris 1923. — *Boruttau*: Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **83**. 284 (1923). — *Grund*: Deutsch. Arch. f. Nervenheilkunde. **85**. 84 (1925). — *L. Mann* u. *Max Bloch*: Ebenda. **87**. 69 (1925). — [2]) Erwähnt sei noch, daß *J. v. Kries* an motorischen Nerven diejenigen Stromstärken ermittelt hat, die einerseits bei langer und andererseits bei sehr kurzer Schließung eben ausreichen, um eine Erregung hervorzurufen. Das Verhältnis beider Werte — Z e i t q u o t i e n t genannt — eröffnet die Möglichkeit, festzustellen, in welchem Maße bei länger dauernder Schließung des Stromes sein unmittelbarer Erfolg aufgespeichert wird. Auch auf diesem Wege läßt sich die Wirkung bestimmter Einwirkungen auf den Nerven feststellen. Vgl. *Pflügers* Archiv. **176**. 302 (1919). — [3]) *U. Ebbecke:* Abstracts of communic. to the XII[th] international physiol. congress. Stockholm 48 (1926). — Vgl. auch die Erläuterung der elektrischen Reizgesetze an Hand des Modells der Polarisationszelle. *Pflügers* Archiv. **211**. 485 (1926).

gewiesen, daß wir das zu polarisierende Gebilde mit einem Kondensator vergleichen können. Ein solcher setzt im ersten Augenblick der Zufuhr elektrischer Energie keinen Widerstand entgegen. Je weiter seine Aufladung fortschreitet, und je mehr sich die Ionen bei der Polarisation stauen, um so mehr wächst der Widerstand. Schließlich wird ein Punkt erreicht, von dem aus das System keine weitere elektrische Energie aufnehmen kann. Es kommt dieses ganze Verhalten des Kondensators gegenüber dem zugeführten Strom in dessen Verlauf zum Ausdruck. Widerstand und Kapazität des Kondensators bestimmen die Aufladezeit des gegebenen Stromes. Gehen wir von einer bestimmten Schwellenspannung aus, bei der gerade die zur Erregung erforderliche Aufladung des polarisierbaren Gebildes erreicht wird, so macht es keinen Unterschied aus, ob diese kürzere oder längere Zeit einwirkt, maßgebend ist nur, daß die Ladungs- bzw. Nutzzeit nicht unterboten ist. Ist das der Fall, dann wird die volle Ladung nicht mehr erreicht. Wird die Zeit der Einwirkung des Stromes fortlaufend immer weiter unter die Nutzzeit herabgesetzt, dann kommt der Moment, in dem schließlich die Ladung nur noch halb so groß als die Volladung ist. Diesem Zeitpunkt entspricht die Chronaxie bzw. Kennzeit. In ihm muß die Spannung gleich der doppelten Schwellenspannung sein, damit wieder die volle Schwellenladung zustande kommt. Die Kennzeit ist von diesen Gesichtspunkten aus die Halbwertzeit der sich ladenden oder entladenden polarisatorischen Kapazität. Ihre Dauer wird um so größer, je größer die Kapazität des erregbaren Gebildes ist. Für diese ist die ganze Organisation des in Frage stehenden Gebildes maßgebend.

Zusammenfassend läßt sich zum Ausdruck bringen, daß ein jedes erregbare polarisierbare Gebilde eine durch seine innere Organisation bestimmte polarisatorische Kapazität und dadurch bedingt eine bestimmte Ladungszeit bzw. Nutzzeit und eine Halbwertzeit der Aufladung bzw. Chronaxie bzw. Kennzeit besitzt. Beträgt bei Kondensatorreizung die zur Reizung erforderliche Spannung das Doppelte der Grundschwelle, dann ist die äußere Kapazität des Reizkondensators gleich der inneren Kapazität des gereizten Gebildes. Wir können hierbei von der Vorstellung ausgehen, daß ein Kondensator von außen auf einen zweiten inneren einwirkt. Dieser letztere ist das aufzuladende Gebilde, z. B. eine Nervenstelle. Mit anderen Worten: es wird ein Kondensator durch einen anderen hindurch aufgeladen[1]).

Uns interessiert in erster Linie das Verhalten von in situ befindlichen Nerven. Vor allem möchten wir gerne erfahren, wie sich bei uns die einzelnen Nervenarten gegenüber Moment- und Zeitreizen verhalten. Die meisten Untersuchungen über die „Regeln der Erregung" von Geweben und insbesondere auch von Nerven beziehen sich auf Nervenmuskelpräparate, d. h. Nerv und zugehöriger

[1]) *U. Ebbecke* (l. c. Zitat [3]), S. 159) gibt auf Grund der geschilderten, von ihm entwickelten Anschauungen dem Gesetz von *Hoorweg* (*Pflügers* Archiv. **52**. 87 [1892]; **53**. 587 [1893]; **57**. 427 [1894]; **71**. 128 [1898]; **74**. 1 [1899]; **82**. 399 [1900]; **83**. 89 [1901]; **85**. 108 [1901]; **87**. 94 [1901]), das vom genannten Forscher empirisch auf Grund der Ergebnisse von Versuchen aufgefunden worden ist, die physikalische Begründung.

Muskel werden freigelegt und nunmehr unter möglichster Schonung und vor allem Vermeidung von Eintrocknung gereizt, wobei unpolarisierbare Elektroden zur Anwendung kommen. Die bei weitem größte Anzahl von Untersuchungen ist an Nerven von Kaltblütern (Frosch, Kröte) durchgeführt. Wenn wir auch annehmen dürfen, daß sämtliche in ihrer Struktur und Funktion einheitlichen Gewebe der ganzen Tierreihe dieselben Erscheinungen aufweisen und auf Einwirkungen in weitgehender Weise qualitativ und vielfach auch quantitativ in gleicher Weise antworten, so muß doch unser Ziel darauf gerichtet sein, auch Warmblüter in den Kreis der Untersuchung einzubeziehen. Vor allem ist ferner anzustreben, Nerven unter natürlichen Verhältnissen zu untersuchen. Es bedeutet von diesen Gesichtspunkten aus einen großen Fortschritt, daß mit der Feststellung bestimmter, gut abgrenzbarer Größen, wie Nutzzeit, Chronaxie, Zeitquotient[1]), die Möglichkeit geschaffen ist, auch am Organismus selbst Untersuchungen durchzuführen, wie sie am isolierten Muskel und Nerven mit so großem Erfolge vorgenommen worden sind[2]). Wir haben bereits S. 157 der Bestimmung der Nutzzeit bei der Reizung bestimmter Muskeln des Menschen gedacht. Hier wollen wir nur darauf hinweisen, mit welch großen Schwierigkeiten Versuche über den Einfluß elektrischer Reize am unversehrten Organismus zu kämpfen haben. Setzen wir zur Überführung eines Stromes zu einem Nerven (oder Muskel) Elektroden auf die Haut auf, dann haben wir zunächst deren besondere Eigenschaften zu berücksichtigen. Die durchfeuchteten Elektroden grenzen an die schlecht leitende Epidermis. Jenseits der Haut treffen wir auf die relativ gut leitenden Muskelmassen. Die erstere dient zum Teil der Stromleitung, zum Teil erfolgt in ihr Speicherung elektrischer Energie. Dazu kommt dann noch die Polarisation der Haut[3]). Daraus erklärt sich die Abhängigkeit des scheinbaren Leitungswiderstandes von der Stromart und der Stromfrequenz. Eine weitere Schwierigkeit wird dadurch bedingt, daß die zugeleiteten elektrischen Ströme nicht unmittelbar dem zu prüfenden Nerven in bestimmter Richtung übertragen werden können, vielmehr entstehen zahlreiche Stromschleifen. Trotz aller dieser Schwierigkeiten ist es gelungen, zahlreiche am isolierten Nerven beobachtete Erscheinungen auch am in situ befindlichen nachzuweisen.

Kehren wir nunmehr zur Frage nach der Beeinflußbarkeit der Nutzzeit zurück. Neben dem Umstand, daß sie von der zeitlichen Entwicklung des Reizstromes abhängig ist, interessiert uns ihr Verhalten bei verschiedener Reizstärke. Wir haben bereits S. 135

---

[1]) Vgl. hierzu Fußnote [2]), S. 159. — [2]) Vgl. z. B. *M. Lapicque:* C. r. de la soc. de biol. **88**. 46 (1923). — *G. Bourguignon* u. *H. Laugier:* C. r. de la soc. de biol. **88**. 265 (1923); Arch. internat. de physiol. **21**. 265 (1923). — *L.* u. *Mme. Lapicque:* C. r. de l'acad. des sciences. **180**. 1056 (1925). — *G. Bourguignon, R. Turpin* u. *Ch.-O. Guillaumin:* C. r. de la soc. de biol. **92**. 781 (1925). — [3]) *M. Gildemeister*: *Pflügers* Archiv. **149**. 298 (1913); **176**. 84 (1919); **194**. 323 (1922). — *M. Gildemeister* u. *R. Kaufhold*: *Pflügers* Archiv. **179**. 146 (1920). — Vgl. auch *M. Gildemeister*: Elektrotechn. Z. Hft. 38 (1919). — *U. Ebbecke*: *Pflügers* Archiv. **190**. 230 (1921). — Vgl. auch *E. David: Pflügers* Archiv. **195**. 101 (1922). — *M. Gildemeister:* Ebenda. **195**. 112 (1922). — *Hermann Rein*: Z. f. Biol. **85**. 195—247 (1926).

darauf hingewiesen, daß für die Erregung der Nervenfasern das „Alles-oder-Nichts-Gesetz“ gilt, d. h. jeder wirksame Reiz löst den gleichen Erregungsgrad aus. Die zugehörige Muskulatur bzw. das in Frage kommende nervöse Zentrum reagiert entsprechend der Anzahl der in Erregung versetzten Nervenfasern. Betrachten wir von dieser Vorstellung aus die Nutzzeit bei verschieden starken Reizen, dann wäre das Nächstliegende, anzunehmen, daß sie in ihrer Dauer unabhängig von der Stärke des Reizes ist. Der Versuch ergab jedoch, daß die Nutzzeit mit der Reizstärke abnimmt. Zur Erklärung dieser Beobachtung wird angenommen, daß die einzelnen Nervenfasern eine verschiedene Nutzzeit aufweisen. Wir sehen uns hier einer Schwierigkeit in der Annahme der Gültigkeit des genannten Gesetzes gegenüber, die zu weiteren Forschungen anregt[1]). Sollten in der Tat Nervenfasern mit verschiedener Nutzzeit vorhanden sein, dann wäre festzustellen, weshalb bei schwächeren Reizen zunächst jene davon ansprechen, die die längere Nutzzeit aufweisen.

In diesem Zusammenhange sei erwähnt, daß beobachtet worden ist, daß bei Reizung eines Nervenstammes mit schwachen Reizen nicht alle von seinen Fasern versorgten Muskeln äußerlich sichtbar beeinflußt werden. So bemerkt man bei Reizung des N. ischiadicus des Frosches, daß in erster Linie die Beuger ansprechen[2]). Erst bei Anwendung stärkerer Reize folgen die Strecker. Es ist dieser Befund im Sinne einer verschiedenen Erregbarkeit der einzelnen Nervenfasern gedeutet worden. Wir können uns mit dieser Annahme nicht ohne weiteres einverstanden erklären. Zunächst ist bekannt, daß auch bei stärkster Reizung die Beuger leichter ansprechen als die Strecker. Aber auch dann, wenn in der Tat eine verschiedene Wirkung von bestimmten Reizen nachweisbar wäre, bleibt die Frage offen, ob wirklich ein unterschiedliches Verhalten der einzelnen Nervenfasern auf bestimmte Reizintensitäten vorliegt. Es bleibt nämlich die Möglichkeit, daß durch die Lagerung der einzelnen Nervenbahnen im Nerven, ferner durch die Umhüllung der einzelnen Nervenfasern u. s. w. Bedingungen geschaffen werden können, die den ausgeübten Reiz in verschiedener Stärke an die einzelnen Nervenfasern heranbringen.

Ein weiteres, unser Interesse fesselndes Problem ist das folgende. Wir haben bisher wohl festgestellt, daß im allgemeinen bei Reizversuchen der Strom länger fließt, als es für den Reizerfolg erforderlich ist, dagegen ließen wir die Frage offen, ob nicht auch der Beginn des elektrischen Vorganges für diesen bedeutungslos ist. Die experimentelle Prüfung dieses Problems ergab, daß das in der Tat der Fall ist, und zwar ist vom Stromanfang ein um so größeres Stück ohne direkten Einfluß auf den Reizerfolg, je langsamer sich der Stromanstieg vollzieht.

---

[1]) Vgl. hierzu die Beobachtungen von *H. S. Gasser* u. *J. Erlanger* (Americ. j. of physiol. **63**. 417 [1923]) über Haupt- und Nebenerregungsströme im Nerven. — [2]) Vgl. *A. Rollett*: Sitzungsb. d. Akad. d. Wissensch. zu Wien, math.-physikal. Kl. **70**. (3). 7 (1874); **72**. 349 (1875). — Vgl. weitere Beispiele bei *P. Grützner*: Breslauer ärztl. Z. 190 (1883). — *Bowditch*: Americ. j. of med. sciences 444 (1887). — *W. Biedermann*: Sitzungsb. d. Akad. d. Wissensch. zu Wien, math.-naturw. Kl. **95** (3). 7 (1887).

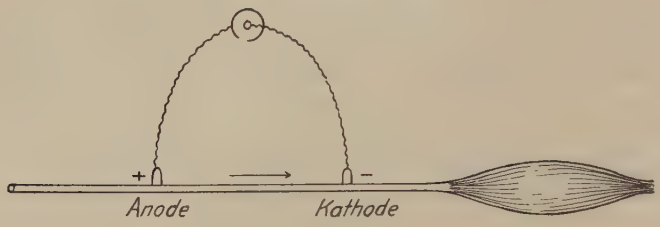
Wir erkennen aus den gegebenen Darlegungen, daß alle elektrischen Reize, gleichgültig, ob wir einen galvanischen Strom schließen oder Induktionsstromstöße oder Kondensatorentladungen anwenden, kurze Stromstöße darstellen. Auch die Öffnung eines konstanten Stromes kann, wie wir noch sehen werden, als Schließungsreiz aufgefaßt werden, und zwar in Gestalt des dabei auftretenden Depolarisationsstromes. Auch die Öffnungsreizung dürfte unter diesen Umständen ihre Nutzzeit besitzen. Werden die Einzelreize wiederholt, dann steht jeder Stromstoß unter Bedingungen, die durch vorausgehende Erregungen verändert sind. Dieser Umstand macht sich in der Nutzzeit geltend. Ihre Bestimmung läßt uns auch hier Einblicke in „Umstimmungen" tun, die wir mit keiner anderen Feststellung so genau umgrenzen können. Wählen wir starke Ströme, dann kommt es zu Veränderungen innerhalb des Nerven, die bewirken, daß der Erregungszustand verlängert wird, ja es kann die Nutzzeit mit der Stromdauer übereinstimmen, sofern man in solchen Fällen überhaupt noch den Begriff der Nutzzeit anwenden will. Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß die Nutzzeit dem Auftreten der Erregung vorausgeht. Sie fällt in die Periode der latenten Reizung. Wir haben schon S. 129 erfahren, daß der Muskel nicht in dem Augenblick, in dem ein Reiz ausgeübt wird, sich verkürzt, vielmehr vergeht Zeit. Die Latenzzeit ist in ihrer Dauer auch von der Form der Reizströme abhängig. Sie ist um so größer, je ausgedehnter die Nutzzeit ist. In der Tat ist sie am längsten bei Zeitreizen. Sie ist ferner beim Schließen und Öffnen von konstanten Strömen länger als bei Öffnungsinduktionsschlägen[1]).

Wir müssen uns nun noch der Frage zuwenden, von welcher Stelle aus der elektrische Stromstoß seine Wirkung entfaltet. Wir stoßen damit auf ein Forschungsgebiet von allergrößtem Interesse und von großen Auswirkungen. Wir wollen an dieser Stelle zunächst ohne weitere Erörterungen die wesentlichsten Befunde mitteilen. Wird ein elektrischer Strom geschlossen, dann geht die Erregung von der Kathode aus. Zu dieser Feststellung hat eine ganze Reihe von Beobachtungen geführt. Bringt man jene Elektrode, welche der Kathode entspricht, auf einen abgestorbenen Teil des Nerven, dann bleibt beim Schließen eines sonst wirksamen Stromes der Erfolg aus, d. h. der zugehörige Muskel bleibt in Ruhe. Wird nunmehr der Strom gewendet, so daß die Kathode einem erregbaren Nerventeil aufsitzt, der mit dem Muskel in leitender Verbindung steht, dann erfolgt Schließungszuckung. Wird der Strom geöffnet, dann geht die Erregung von der „Anode" aus. Hierfür sprechen die folgenden Feststellungen. Werden z. B. dem N. ischiadicus unpolarisierbare Elektroden angelegt, und wählt man eine Stromdichte, bei der Schließung und Öffnung des Stromes zu einem Erfolg in Gestalt einer Muskelzuckung führen, so bleibt dieser aus, wenn die zwischen Anode und Kathode liegende Nervenstrecke leitungsunfähig wird, und zwar beobachtet man, daß dann, wenn dem Muskel die Anode benachbart ist, die

[1]) Vgl. zu all den zuletzt besprochenen Problemen und Feststellungen *M. Gildemeister*: Z. f. Biol. **62**. 358 (1913).

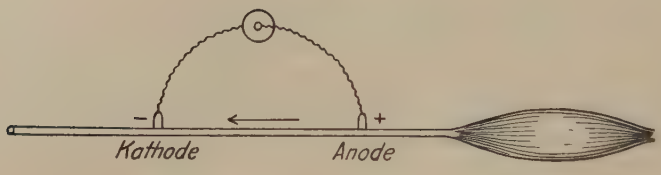
Schließungszuckung ausbleibt[1]). Liegt die Kathode dem Muskel näher als die Anode, dann hat die Öffnung des Stromes keinen Erfolg. Ferner hat die Bestimmung der Latenzzeit ergeben, daß bei der Schließung des Stromes die Kathode und bei der Öffnung die Anode den Ort darstellt, von dem die Erregung ausgeht[2]). Ist nämlich die Kathode dem

Abb. 56.



Muskel benachbart, dann ist die Latenzzeit der Öffnungszuckung länger als diejenige der Schließungszuckung. Der umgekehrte Fall tritt dann ein, wenn die Anode dem Muskel näher liegt als die Kathode. Ein Blick auf die Abb. 56 und 57 zeigt, daß im ersteren Falle die Erregung von der Anode und im letzteren von der Kathode aus einen

Abb. 57.



weiteren Weg zurückzulegen hat, bis sie beim Muskel anlangt. Der Befund, wonach die Erregung von einer bestimmten Stelle — einem der beiden Pole — ausgeht, ist Gesetz der polaren Erregung genannt worden[3]).

Es ist nun von größtem Interesse, daß die Idee aufgetaucht ist, es könnte die bei der Öffnung des von außen zugeführten Stromes auf-

[1]) *W. Biedermann:* Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. zu Wien, math.-naturw. Kl. **83** (3). 289 (1881). — [2]) *E. Pflüger:* Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus. 453. Berlin 1859; A. f. Anat., Physiol. u. wissenschaftl. Medizin. 132 (1859); Unters. aus dem physiol. Laborat. zu Bonn. 144. Berlin 1865. — *A. v. Bezold:* Unters. über die elektr. Erregung der Nerven und Muskeln. Leipzig 1861. — [3]) *E. Pflüger*: Elektrotonus, Zitat [2]) dieser Seite; *Pflügers* Archiv. **31**. 119 (1883). — Vgl. auch *E. du Bois-Reymond*: Untersuchungen. **2**. 383, 390. l. c. S. 153, Zitat [1]). — Vgl. auch *Chauveau*: J. de la physiol. 499, 553 (1859); 53, 274, 458, 534 (1860). — *A. Fick*: Gesammelte Schriften. **3**. — *Engelmann*: Jenaische Z. **4**. 395 (1868). — *E. Hering*: Sitzungsb. d. Akad. d. Wissensch. zu Wien, math.-physik. Kl. **89** (1879).

tretende Erregung auch der Erfolg einer Schließung sein, und zwar eines dem polarisierenden Strome entgegengesetzten Depolarisationsstromes[1]). Das heißt mit anderen Worten, es werden im Augenblick des Öffnens des ersteren Stromes die bis dahin kathodischen Stellen anodisch und umgekehrt. Von dieser Vorstellung aus kommt man zu einer einheitlichen Auffassung des Ortes der Reizentstehung. Er findet sich dort, wo der Strom aus der Nervenfaser austritt. Dabei ist es gleichgültig, woher der Strom stammt, d. h. ob er von außen zugeführt wird oder innerhalb des Nerven oder sonstwo entsteht. Man hat jenen Ort auch „physiologische" Kathode genannt. Die eben entwickelte Vorstellung setzt voraus, daß der elektrische Strom, während er den Nerven durchströmt, bestimmte Veränderungen bewirkt, und zwar solche, die wieder rückgängig gemacht werden können. Schon die Beobachtung, daß bei der Schließung des Stromes leichter ein Erfolg eintritt als bei der Öffnung, hat zu der Vermutung geführt, daß der zugeführte Strom im Nerven erst Bedingungen schaffen muß, die für eine Erregung bei Öffnung des Stromes erforderlich sind. Dazu ist Zeit notwendig, d. h. der zugeleitete Strom muß ausreichend stark sein und genügend lange Zeit andauern.

Die Beschäftigung mit der Frage, was eigentlich in Geweben vor sich geht, durch die man elektrische Ströme hindurchsendet, hat zu bestimmten Anschauungen über das Wesen der Reizentstehung und der Ausbildung des erregten Zustandes geführt. An dieser Stelle interessiert uns insbesondere das Geschehen innerhalb des Nerven. Er stellt, wie wir in der Vorlesung 5 erfahren haben, ein recht kompliziert gebautes Gebilde dar. Wir haben Fibrillen, die in eine plasmaartige Substanz eingebettet sind. Das ganze reizleitende System ist von Hüllen umgeben. Vom physikalischen Standpunkt aus betrachtet, stellt der Nerv ein inhomogenes System dar. Wir haben bereits S. 129 auf die Polarisation der Hüllen hingewiesen und darauf aufmerksam gemacht, daß sie die einzelnen Nervenfasern gegeneinander isolieren, und zwar hilft dabei ihr schlechtes Leitungsvermögen mit. Sie setzen der Durchleitung des Stromes Widerstand entgegen. Es kommt zur Aufladung von Anteilen der Nervenfaser und insbesondere der Hüllen. Die Verhältnisse liegen ohne Zweifel nicht einfach. Wir haben mehrere verschiedenartige Grenzschichten vor uns, die alle von dem zugeleiteten Strom beeinflußt sind. Wenn wir von einem Polarisationsstrom sprechen, dessen Vorhandensein *Max Cremer*[2]) eindeutig dadurch beweisen konnte, daß durch ihn ein zweiter Nerv in Erregung versetzt wurde, dann soll das nicht bedeuten, daß nur an einer bestimmten Stelle Polarisation stattfindet[3]). Diese innere Polarisation erstreckt sich weit über das Gebiet des Nerven, das von den beiden angelegten

---

[1]) *M. Peltier*: J. génér. des soc. et trav. scientif.de la France et de l'Étranger: **2**. 410 (1834). — *Mateucci*: C. r. de l'acad. de sc. **65**. 151 (1867). — *R. Tigerstedt*. Bihang till k. svenska vet. akad. handlingar **7**. (1881). — *P. Grützner*: *Pflügers* Archiv. **32**. 357 (1883). — *Werigo*: Effekte der Nervenreizung durch intermittierende Kettenströme. 202. Berlin 1891. — *Hoorweg*: *Pflügers* Archiv. **53**. 587 (1893). — Vgl. eine ablehnende Stellungsnahme bei *L. Herrmann: Pflügers* Archiv. **31**. 105 (1883). — [2]) *Max Cremer*: Z. f. Biol **50**. 355 (1908). — [3]) Vgl. hierzu die lehrreichen Ausführungen von *M. Cremer*: l. c. S. 980. S. 130, Zitat [1]).

Elektroden begrenzt wird, hinaus, ja man kann den gesamten Nerven als unter ihrem Einfluß stehend betrachten. Ein Teil desselben ist kathodisch und der andere anodisch polarisiert — entsprechend der Lage der Kathode und Anode des von außen zugeführten Stromes. Erfolgt nun Unterbrechung des polarisierenden Stromes, dann vollzieht sich ein Ausgleich der während seines Bestehens erfolgten Ladungen. Dabei werden bis dahin anodische Stellen kathodisch und umgekehrt.

Die eben entwickelte Vorstellung, wonach Schließungs- und Öffnungszuckung im Gefolge einer Erregung auftreten, die von der „physiologischen" Kathode ausgeht, ist schwer eindeutig zu beweisen. Alles, was wir zur Zeit über die im Nerven bei der Zuführung eines elektrischen Stromes vor sich gehenden Veränderungen wissen, spricht mehr für ihre Richtigkeit als dagegen.

Vorlesung 7.

Eigenschaften und Leistungen des peripheren Nervensystems

(Fortsetzung).

Versuche, in das Wesen der den Funktionen der Nerven zugrunde liegenden Vorgänge einzudringen. Der Vorgang der Nervenerregung. Erregungsstrom. Ruhestrom. Negative Schwankung. Elektrotonus. Die Eckhard-Pflügersche Regel. Vorstellungen über das Zustandekommen des elektrotonischen Zustandes.

Überblicken wir das, was wir bis jetzt über die Möglichkeit erfahren haben, Nerven in den erregten Zustand überzuführen, dann erkennen wir ohne weiteres, daß manche Frage offen geblieben ist. Wir erfuhren, daß verschiedene Reizarten den gleichen Erfolg zeitigen. Ferner bemerkten wir, daß es Gefälle im positiven und negativen Sinne sind, die zu einem Erfolg führen. Es sei daran erinnert, daß ein den Nerven gleichmäßig treffender Druck auch dann, wenn er allmählich anschwellend hohe Werte erreicht, unwirksam bleibt. Ebenso hat der allmählich anschwellende elektrische Strom — wenn seine Stärke innerhalb gewisser Grenzen bleibt — keine sichtbare Wirkung. Mit der Tatsache allein, daß bestimmte Einwirkungen auf den Nerven seinen Zustand ändern, vermögen wir nicht viel anzufangen. Wir möchten gerne erfahren, welcher Art die Veränderungen sind. Überblicken wir ganz allgemein das Fortschreiten der naturwissenschaftlichen und damit eng verknüpft der biologischen Forschung, dann ergibt sich als Kennzeichen eines bedeutsamen Fortschrittes immer der Umstand, daß zahlreiche Einzeltatsachen, die bis dahin für sich isoliert bestanden, zu einer Gemeinsamkeit zusammengefaßt werden können. Wir erkennen bis dahin verdeckte Beziehungen. Ein bestimmtes Geschehen bedingt jene Einzelbefunde. Es bildet sich eine Vorstellung heraus, die zahlreiche Einzelerscheinungen von einer gemeinsamen Grundlage aus verständlich erscheinen läßt. Von ihr aus gehen neue Anregungen aus. Ihre Richtigkeit wird an weiteren Beispielen geprüft. Ergeben dann weitere Forschungen Befunde, die in Widerspruch mit der gerade herrschenden Erklärung bestimmten Geschehens stehen, dann ist zumeist wieder ein neuer, großer Fortschritt in unserer Erkenntnis angebahnt. Der Blick erweitert sich. Das bis dahin Geschaffene ist nicht verloren. Die zu verlassende Vorstellung hat ihren Dienst getan. Mit ihrer Hilfe sind zahlreiche Forscher weit in unbekanntes Gebiet vorgedrungen. Es kommt die Zeit, in der die neu errungenen Ergebnisse gesondert und kritisch

beleuchtet werden. Passen sie noch in den Rahmen der herrschenden Vorstellungswelt, oder ist ihr Rahmen zu eng? Diese Frage wird unerbittlich gestellt. Die Wissenschaft kennt keine Pietät gegenüber Theorien! Die Forschung sprengt ihren Rahmen, wenn er zu eng gezogen ist. Vielfach geben Fortschritte der Methodik die Möglichkeit, ein bestimmtes Geschehen von mannigfaltigen Gesichtspunkten aus zu betrachten. Es werden bisher mit einem solchen eng verknüpfte Vorgänge klargelegt. Nun gilt es, alle vorliegenden Tatsachen unvoreingenommen zusammenzustellen und zu prüfen, inwieweit der bislang vertretene Vorstellungskreis ihnen gerecht wird. Betrachten wir das Ringen um die Erkenntnis des Wesens des Unterschiedes zwischen nichterregten und erregten Zellen seit der denkwürdigen, S. 148 erwähnten Beobachtung von *Galvani,* dann entrollt sich vor unseren Augen in besonders eindringlicher Weise das Bild der Abhängigkeit der sich bildenden Auffassungen einerseits von den erhobenen Befunden und andererseits von dem Stande der in Betracht kommenden naturwissenschaftlichen Forschungsgebiete. Es kann nicht unsere Aufgabe sein, den einzelnen Vorstellungen, die im Laufe der Zeit zutage getreten sind, und ihrer Ablösung durch andere zu folgen, wir wollen uns vielmehr unvermittelt den Anschauungen zuwenden, die zur Zeit die in Frage stehenden Erscheinungen am besten zu deuten vermögen.

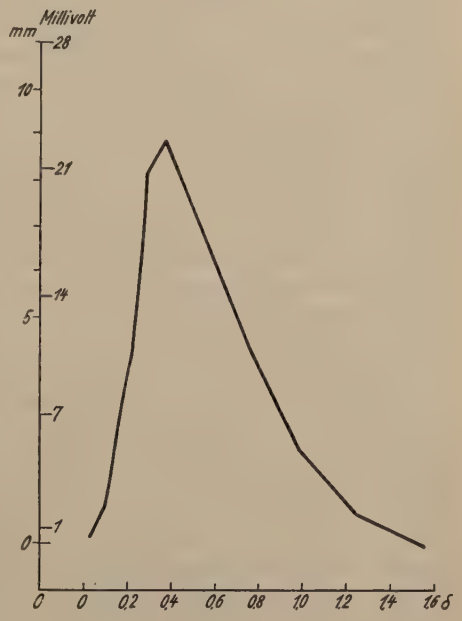
Von allen bisher mitgeteilten Befunden fesselt unser Interesse am meisten die Beobachtung, daß der erregte Zustand mit dem Auftreten von Potentialunterschieden verknüpft ist. Wir erkennen das, wie im Laufe der Vorlesungen wiederholt zur Darstellung gekommen ist, daran, daß an das in Frage kommende Gewebe angelegte, unpolarisierbare Elektroden, die mittels Leitungsdrähten mit einem auch sehr geringfügigen Stromschwankungen folgenden Instrument (Kapillarelektrometer, Saitengalvanometer u. s. w.) in Verbindung stehen, im unerregten Zustand desselben keinen Potentialunterschieden ausgesetzt sind, während das der Fall ist, sobald ein Reiz zur Entfaltung kommt. In Abb. 58[1]) ist der monophasische Erregungsstrom des Froschnerven dargestellt. Er wurde mit einzelnen Öffnungsinduktionsschlägen gereizt. Die Ableitung erfolgte mittels unpolarisierbaren Elektroden vom Längs- und Querschnitt. Die erreichten maximalen elektromotorischen Kräfte lagen zwischen 21 und 28 Millivolt. Die Gesamtdauer des einzelnen Erregungsstromes umfaßte etwa 1·6 σ. Ausgeführt wurde der Versuch bei 21·5°.

Mit der Feststellung, daß sich nur im erregten Zustande das Auftreten elektromotorischer Kräfte feststellen läßt, ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß innerhalb der in Frage kommenden, ruhenden Zellen nicht auch Geschehnisse ablaufen, die mit dem Auftreten von elektrischer Energie verknüpft sind. So kann die Adsorption an Oberflächen von kolloiden Teilchen zu Potentialunterschieden führen, ferner besteht die Möglichkeit, daß an Zellgrenzschichten dadurch solche zum Ausdruck kommen, daß eine spezifische Durchlässigkeit für bestimmt geladene Teilchen (Ionen) vorhanden ist, u. s. w. Jedoch liegen unter gewöhnlichen Umständen, d. h. wenn nicht durch einen wirksamen Reiz

[1]) Entnommen: *Hans Rosenberg: Pflügers* Archiv. **216** (1927).

bestimmte Zellvorgänge aus dem sonst üblichen Geleise gedrängt werden, die Verhältnisse so, daß durch Selbstregulationen gewisse Gleichgewichtsstörungen ein bestimmtes Maß nicht überschreiten. Wenn wir von einem ruhenden Gewebe sprechen und es in diesem Zustand als Ausgangspunkt für Forschungen über den erregten Zustand wählen, dann meinen wir damit nicht eine Zusammenfassung von Zellarten, die sich in Untätigkeit befinden. Der Zellstoffwechsel ruht nie. Beständig gehen Aufbau- und Abbauvorgänge nebeneinander her. Fortwährend werden Stoffe an die Umgebung abgegeben und von dieser aufgenommen. Alle diese Prozesse verlaufen innerhalb bestimmter, durch Selbstregulationen überwachter Bahnen. Wir erkennen an dem Verlauf des Gaswechsels, d. h. an Hand des verbrauchten Sauerstoffes und der gebildeten Kohlensäuremenge, und ebenso an der Abwicklung jeder anderen Stoffwechselart und ferner auch an Hand der Bestimmung des Energiewechsels, daß sich das gesamte Geschehen ohne besondere Eingriffe innerhalb einer bestimmten Größenordnung abwickelt. Einen solchen Eingriff stellt der Reiz dar. Ihm folgt der Zustand der Erregung. Um sein Wesen verstehen zu können, müssen wir die Erinnerung daran wachrufen, daß sich innerhalb der Zellen jeder einzelne Inhaltsstoff in einem bestimmten Zustand befindet. Wir haben molekular gelöste Stoffe, in ihre Ionen gespaltene Elektrolyte und mit allen Übergängen von Zustandsformen die im kolloiden Zustand befindlichen Zellanteile vor uns. Den beständigen Schwankungen — allerdings innerhalb engster Grenzen — der Wasserstoffionenkonzentration, der Verteilung der einzelnen Ionen — es können solche durch Bindung ausgeschaltet oder aber umgekehrt aus einer solchen in Freiheit gesetzt werden — u. s. w. entsprechen in feinster Weise sich ausbildende Änderungen im Zustand kolloider Teilchen. Wir können den ganzen Zellinhalt als ein physikalisch-chemisches System betrachten, dessen Struktur von jedem einzelnen Zellanteil mit bestimmt ist. Im unerregten Zustand hat es ein zwar nicht fixiertes, jedoch eng um ein bestimmtes Gleichgewicht sich bewegendes Gefüge. Im erregten Zustand erfolgt eine andersartige Einstellung desselben. Sie bleibt nicht bestehen, vielmehr erfolgt nach Ablauf der Erregung eine Rückkehr zum „Ruhezustand“. Wie rasch und wie vollkommen diese Umstellung vollzogen wird, bedarf noch vieler Studien. Manche

Abb. 58.



Beobachtungen weisen darauf hin, daß eine einmal ausgelöste Erregung gewisse feine Veränderungen hinterlassen kann, die sich unter anderem darin äußern, daß ein neuer, lange Zeit nach Ablauf des Erregungszustandes eintreffender, gleichartiger Reiz einen besonders starken Erfolg zeitigt[1]). Es muß im erwähnten System an irgendeiner Stelle die Rückkehr zum Ausgangszustand nicht vollständig vollzogen sein.

Jeder Reiz, sofern er nicht zu stark war und zu lang andauerte, hinterläßt eine zeitlich begrenzte erhöhte Erregbarkeit. Sie äußert sich darin, daß ein neuer, genügend rasch folgender, gleich starker Reiz erfolgreicher ist als der vorausgehende. Dieser Befund ist in dem Sinne zu verstehen, daß Veränderungen im Geschehen des gereizten Gewebes eingetreten sind, die beim Eintreffen des zweiten Reizes noch nicht abgeklungen sind. Handelt es sich um Reize, die zwar in der Nähe der Schwelle liegen, jedoch unterschwellig sind, so beobachtet man bei ihrer raschen Wiederholung, daß das Erfolgsorgan — Muskel —, das beim zeitlich genügend lang getrennten Einzelreiz in Untätigkeit bleibt, eine Reaktion aufweist (Summation der Reize). Dieser Befund zeigt, daß auch der äußerlich ohne Folgen bleibende Reiz im gereizten Gewebe Veränderungen herbeiführt. Sie sind an und für sich zu geringfügig, um den Erregungsvorgang voll in Gang zu bringen. Fällt ein zweiter, dritter u. s. w. Reiz in das Stadium der bewirkten Veränderungen, dann erreichen diese schließlich einen so hohen Grad, daß eine Erregung zustande kommt[2]). Wir erinnern uns bei dieser Gelegenheit an entsprechende Beobachtungen bei adäquater Reizung von Sinneszellen. Auch bei diesen kann ein unterschwelliger Reiz durch Wiederholung Schwellenwert erreichen.

Es ist nun von grundlegender Bedeutung, daß sich nicht nur im erregten Nerven Erregungsströme — Aktionsströme — nachweisen lassen. Wir haben dieses wichtigen Umstandes bereits eingehend gedacht (vgl. S. 126). Hier sei nur noch darauf hingewiesen, daß auch in der Pflanzenwelt sich erregte Stellen gegenüber nichterregten — z. B. belichtete zu nichtbelichteten — negativ elektrisch verhalten. Wir stehen somit vor einem ganz allgemeinen Befund, der uns gestattet, erregte und nichterregte Anteile von Geweben — möglicherweise bei Verfeinerung der Methoden sogar in der einzelnen Zelle — zu unterscheiden. Diese Feststellung eröffnet die Möglichkeit, das Problem des erregten und unerregten Zustandes von ganz allgemeinen Gesichtspunkten und nicht nur vom Nerven aus zu lösen. In der Tat hat der Ausbau der ganzen Forschung gezeigt, daß vielen Erscheinungen, die wir am besonderen Falle des Nerven kennengelernt haben und noch kennenlernen werden, eine ganz allgemeine Bedeutung zukommt.

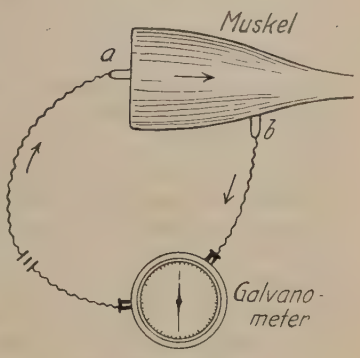
Hier sei eingefügt, daß nicht nur dann elektromotorische Kräfte an Geweben nachweisbar sind, wenn sie sich im Zustande der Erregung befinden, vielmehr treten sie auch dann in Erscheinung, wenn solche verletzt werden. *Nobili* wies Potentialunterschiede mit Hilfe des von ihm erfundenen Galvanometers nach (1824). Etwas später (1827) benutzte

---

[1]) Vgl. hierzu z. B. Physiologie II, S. 261. — [2]) Vgl. hierzu eine andere Ansicht bei *Louis Lapicque:* Ann. de physiol. **1**. 132 (1925).

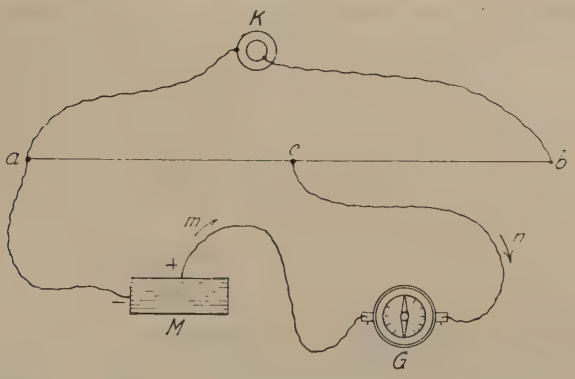
er zu ihrer Feststellung den Multiplikator. Des Versuches von *Galvani*, „Zuckung ohne Metall", haben wir schon S. 149 gedacht. Es hat sich dann vor allem *Matteucci* in den Jahren 1838—1840 mit dem Problem des Auftretens elektromotorischer Kräfte in tierischen Geweben befaßt. Er enthäutete einen Frosch und amputierte einen Schenkel durch einen queren Schnitt. An die so geschaffene Schnittfläche legte er eine Elektrode an, während die andere die unverletzte Außenfläche der Muskulatur berührte. Die von den beiden Elektroden abgehenden Leitungsdrähte verband er mit einem Galvanometer. Beim Schließen des Stromkreises bemerkte *Matteucci* eine Ablenkung der Galvanometernadel, und zwar zeigte ihre Richtung an, daß ein elektrischer Strom im Muskel von innen nach außen floß, d. h. von der verletzten Fläche — dem künstlichen Querschnitt — zur unverletzten Fläche — zum „natürlichen Längsschnitt" — des Muskels[1]). In Abb. 59 ist die Versuchsanordnung schematisch dargestellt. Abb. 60[2]) zeigt in Form eines Schemas die Messung der elektromotorischen Kraft

Abb. 59.



a und *b* = Elektroden.

Abb. 60.



solcher Ströme, und zwar mittels der Methode der Kompensation[3]). Es wird von einer bekannten Stromquelle (*K*) durch einen Rheochordwiderstand (*a b*) ein Zweigstrom von *a* und dem Schleifkontakt *c* in einer den

[1]) Vgl. hierzu *E. du Bois-Reymond*: Untersuchungen über tierische Elektrizität. Berlin 1848; Gesammelte Abhandlungen zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysik. Leipzig 1875. — Vgl. vor allem Arch. f. Anat., Physiol. und wissensch. Medizin. 517 (1873). — [2]) Entnommen: *Julius Bernstein*: Elektrobiologie. Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig 1912. — [3]) Nach *Poggendorff*, vgl. *E. du Bois-Reymond*: Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Medizin. 257, 417 (1867).

„Muskelstrom" (m) etwa entsprechenden Stärke, jedoch entgegengesetzter Richtung (n) durch den Muskel (M) und den Galvanometer (g) geleitet. Nun wird der Strom, mittels dessen der „Muskelstrom" aufgehoben werden soll, so lange in seiner Stärke verändert, bis die Kompensation erfolgt. Man erkennt dies daran, daß die Galvanometernadel sich auf Null einstellt. An Stelle des Muskels kann man zu den Versuchen auch einen Nerven nehmen. Die Ableitung erfolgt von der Schnittfläche desselben und seiner unveränderten Oberfläche. Die elektromotorische Kraft von abgeleiteten Strömen markhaltiger Nerven beträgt etwa 0·02 Volt[1]). Diejenige markloser Nerven ist höher[2]). Diese Feststellungen besagen nichts über die im Nerven selbst vorhandenen Potentialunterschiede, weil ja bei der angewandten Methode immer nur ein Teilstrom zur Ableitung kommt[3]). Bemerkt sei noch, daß auch zwei Querschnitte eines Nerven gegeneinander einen Potentialunterschied aufweisen[4]). Man hat von einem Axialstrom gesprochen. Wahrscheinlich ist seine Entstehung auf die verschiedene Mächtigkeit des Zwischengewebes an verschiedenen Teilen der Nerven zurückzuführen[5]).

An Stelle einer Verletzung des Gewebes durch einen Schnitt können wir auch eine Quetschung setzen. Den gleichen Erfolg zeitigt auch eine lokale Erhitzung oder Verätzung[6]). Bringt man an eine Stelle unverletzten, lebensfrischen Gewebes (Muskel), das keine Potentialunterschiede erkennen läßt[7]), ganz kurze Zeit eine Lösung eines Kaliumsalzes, dann erweist sich diese als negativ elektrisch gegenüber den nicht mit jener Lösung in Berührung gekommenen Stellen[8]). Wird die Kaliumlösung sorgfältig weggewaschen, dann verschwindet der zuvor vorhandene Strom. *Höber* hat diese wichtige Beobachtung auf andere Salzlösungen übertragen. In der folgenden Tabelle sind die von ihm erhaltenen Ergebnisse wiedergegeben.

	K	Rb	NH_4	Cs	Na	Li	Ba	Sr	Ca	Mg
Tartrat	—	.	—	.	—	—	.	.	.	.
SO_4	—	—	—	—	—	—	.	.	.	±
Cl	—	—	—	±	±	+	±	±	±	±
Br	.	.	—	±	+	+	.	.	.	.
J	—	—	—	+	+	+	±	±	.	±
NO_2	.	.	—	.	+	+	±	±	.	+
SCN	—	.	±	..	++	++	+	.	.	++

[1]) *E. du Bois-Reymond*: Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Medizin. 257, 417 (1867); Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 134 (1885). — *Gotch* u. *Horsley*: Philosoph. transact. **182**. B. 267 (1891). — *Léon Fredericq*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 68 (1880). — [2]) *Kühne* u. *Steiner*: Untersuchungen aus dem Physiol. Institut d. Univ. Heidelberg. **3**. 149 (1879). — *Fuchs*: Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch., Wien, math.-naturw. Kl. **103** (3). 207. — [3]) Vgl. hierzu *Samojloff*: *Pflügers* Archiv. **78**. 38 (1899). — Vgl. über Einzelheiten der Spannungsverteilung beim Auftreten des Ruhestroms u. a. bei *E. Koch*: *Pflügers* Archiv. **201**. 537 (1923). — [4]) *E. du Bois-Reymond*: Untersuchungen l. c. S. 252. S. 153, Zitat [1]); Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 135 (1885). — *Mendelssohn*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 381 (1885). — [5]) *Otto Weiss*: *Pflügers* Archiv. **108**. 416 (1905). — [6]) Vgl. z. B. *J. Velichi*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 29 (1900). — [7]) Vgl. hierzu *L. Hermann*: *Pflügers* Archiv. **3**. 15 (1870). — [8]) *W. Biedermann*: Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch., Wien. **81** (3). 76 (1880). — *Rudolf Hoeber*: *Pflügers* Archiv. **106**. 599 (1905); **134**. 316 (1910). — *Seo*: *Pflügers* Archiv. **206**. 485 (1924).

Ein — bedeutet, daß die mit der betreffenden Salzlösung in Berührung gekommene Gewebsstelle sich negativ zu dem übrigen Gewebe verhielt. Ein + besagt, daß die betupfte Stelle gegenüber den übrigen Gewebsanteilen positiv war, d. h. es kam zur Auslösung eines Stromes, der demjenigen entgegen gerichtet war, der in jenen Fällen auftritt, in denen die mit der Salzlösung in Berührung gebrachte Stelle negativ wird. ± sagt aus, daß kein Strom entstand. Bei einem Vergleich der eben erwähnten Wirkung der einzelnen Salzlösungen in Hinsicht auf ihren Einfluß auf die Erregbarkeit des Muskelgewebes wurde gefunden, daß alle Salze, die durch ihre Lösungen berührte Stellen negativ elektrisch machen, die Erregbarkeit rasch aufheben[1]). Alle jene Salzlösungen, die keinen Einfluß ausüben, d. h. bei deren Einwirkung keine elektromotorischen Kräfte nachweisbar sind, oder welche die berührte Stelle positiv werden lassen, haben die Eigenschaft, unerregbar gewordenem Muskelgewebe, soweit der Erregbarkeitsverlust reversibler Natur ist, die Erregbarkeit zurückzugeben. So kann man, wie wir noch erfahren werden, dem Muskel — und übrigens auch dem Nerven — die Erregbarkeit dadurch nehmen, daß man ihn in eine Rohrzuckerlösung legt. Es hat dies zur Folge, daß für den erregbaren Zustand wichtige Stoffe in diese hineindiffundieren. Wird nach einigem Verweilen des Muskels in der genannten Lösung der „Rohrzuckermuskel" gereizt, dann kommt es zu keiner Reaktion. Bringt man ihn dann sofort in eine der in der Tabelle mit + bzw. ± bezeichneten Salzlösungen, dann kehrt die Erregbarkeit wieder zurück[2, 3]).

Zusammenfassend läßt sich zum Ausdruck bringen, daß in bestimmter Weise veränderte Gewebsstellen sich negativ elektrisch gegenüber nichtveränderten Stellen verhalten. Die auftretenden elektromotorischen Kräfte haben verschiedene Namen erhalten. Man hat von einem Ruhestrom, Demarkationsstrom, Längsquerschnittstrom, Verletzungsstrom, Alterationsstrom gesprochen[4]). In den einzelnen Bezeichnungen spiegelt sich zum Teil die Auffassung der Art ihrer Entstehung wieder. Wir wollen weiterhin den Ausdruck Ruhestrom verwenden. Seine Stärke nimmt bald nach erfolgter Verletzung des Gewebes ab[5]). Erneuert man die Verletzung, dann

---

[1]) Nach *H. Voelkel*: (*Pflügers* Archiv. **191**. 200 [1921]) sind Ruhestrom und Erregbarkeit voneinander unabhängig. — [2]) Es ist von großem Interesse, daß die verschiedenen Muskelarten und insbesondere die quergestreifte und glatte Muskulatur sich in ihrer Erregbarkeit durch bestimmte Salze verschieden verhalten. Die Skelettmuskeln vom Frosch bleiben z. B. in einer isotonischen Kochsalzlösung lange Zeit hindurch elektrisch erregbar. Wird etwa $^1/_{10}$ der NaCl-Lösung durch KCl ersetzt, dann tritt Lähmung ein. Magen- und Darmmuskeln des gleichen Tieres verlieren dagegen in Ca-freier Kochsalzlösung ihre direkte elektrische Erregbarkeit, während sie diese in einer isosmotischen KCl-Lösung (in Gegenwart von etwas Ca) beibehalten. Vgl. hierzu *R. Höber:* Abstracts of communic. to the XIIth international physiol. congress, Stockholm. **77**. 1926. — [3]) Vgl. *Rudolf Hoeber:* Physikal. Chemie der Zelle und der Gewebe. 6. Aufl. Wilh. Engelmann, Leipzig 1926. — Vgl. auch Physiol. Chemie II, 167ff. — [4]) Vgl. u. a. *L. Hermann*: Handb. d. Physiol. (herausg. von *L. Hermann*). **1**. (1) 235. Leipzig 1879. — *J. Bernstein*: Elektrobiologie. l. c. S. 172, Zitat [2]). — [5]) Vgl. u. a. *Biedermann*: Sitzungsb. d. Akad. d. Wissensch. **93**. (3) (1886); Elektrophysiologie. 641. G. Fischer, Jena 1895. — *Kühne*: Unters. aus d. Physiol. Institut d. Univ. Heidelberg. **4**. (1881).

verstärkt er sich wieder. Mit steigender Temperatur nimmt die elektromotorische Kraft des Ruhestroms innerhalb gewisser Grenzen zu, mit sinkender fällt sie[1]). Ungeklärt ist noch die Frage, ob der Ruhestrom zu seiner Entstehung Zeit bedarf, oder aber, ob er sofort zur Stelle ist, wenn eine Verletzung u. s. w. hervorgebracht wird. Beim Nerven ist dieses wichtige Problem noch nicht geprüft, beim Muskel[2]) ist die Zeit, die vergeht, bis der Ruhestrom zur Geltung kommt, allem Anscheine nach sehr kurz[3]). Die eindeutige Beantwortung der vorliegenden Frage ist von großer Bedeutung für die Auffassung des Wesens des Ruhestromes. Handelt es sich um den Nachweis von bereits vorhandenen elektromotorischen Kräften, oder liefert erst die Verletzung die Bedingungen für ihr Auftreten? Die Frage ist zumeist im letzteren Sinne beantwortet worden. Sie kann jedoch nach den vorliegenden Befunden nicht als endgültig gelöst betrachtet werden, wenigstens nicht in dem Sinne, daß im ruhenden Gewebe nicht an und für sich fortlaufend Potentialunterschiede entstehen, ausgeglichen werden und wieder auftreten und so fort.

Die Feststellung des Ruhestromes ist zu einem wichtigen Ausgangspunkt für eine ganze Reihe von Untersuchungen geworden. Sie haben vor allen Dingen mit dazu beigetragen, den Verlauf der Erregungsströme zu ergründen. Der grundlegende Versuch ist der folgende[4]). Es wird von einem Muskelquerschnitt und seinem physiologischen Längsschnitt (vgl. hierzu S. 171) mittels unpolarisierbarer Elektroden zu einem elektromotorische Kräfte nachweisenden Instrumente abgeleitet. Wir erkennen das Vorhandensein eines Ruhestromes. Nunmehr wird der Muskel vom Nerven aus mittels anderer Elektroden und eines Reizstroms (vgl. die Versuchsanordnung in Abb. 61) gereizt, und zwar mittels Induktionsströmen von einer so großen Frequenz, daß der Muskel eine Dauerkontraktion (Tetanus) aufweist. Direkte Reizung des Muskels ergibt übrigens das gleiche Resultat. Es zeigt sich ein Zurückgehen des Ruhestromes. Er wird geschwächt. Man hat diese Erscheinung negative Schwankung genannt, und zwar deshalb, weil sich einerseits eine Abnahme der Stärke des Ruhestromes, während der Muskel sich im erregten Zustande befindet, nachweisen läßt, und andererseits festgestellt werden konnte, daß der ganze Vorgang diskontinuierlich ist[5].) *E. Hering*[6]) beobachtete nach Unterbrechung einer länger dauernden Reizung des Nerven mittels Stromstößen eine Ver-

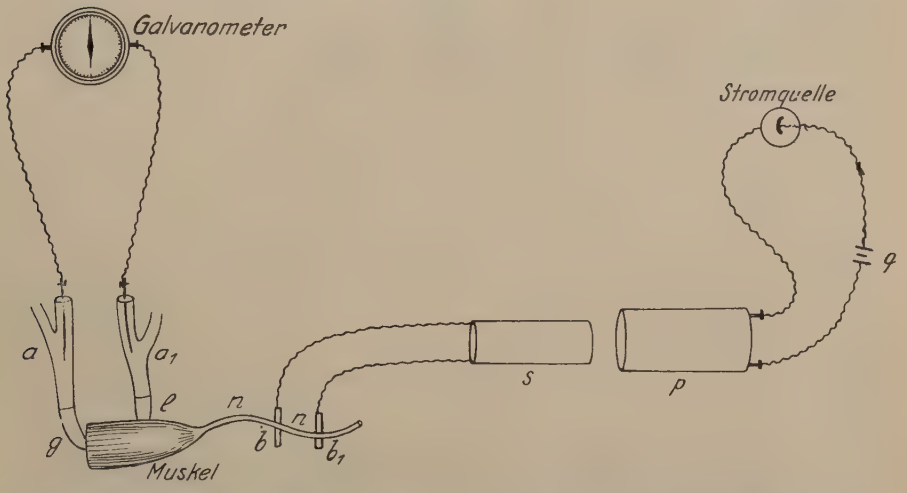
---

[1]) *L. Hermann*: *Pflügers* Archiv. **4**. 172 (1871). — *J. Bernstein*: *Pflügers* Archiv. **92**. 538 (1902): — *Lesser*: *Pflügers* Archiv. **116**. 124 (1907). — Vgl. insbesondere *Steiner*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 382 (1876). — [2]) *L. Hermann*: *Pflügers* Archiv. **15**. 191 (1877). — *Garten*: Abhandl. d. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., math.-physikal. Kl. **26**. 331 (1901); *Pflügers* Archiv. **105**. 291 (1904). — *J. Bernstein* u. *A. Tschermak*: *Pflügers* Archiv. **103**. 67 (1904). — *J. Bernstein*: *Pflügers* Archiv. **113**. 605 (1906). — [3]) Vgl. *G. E. Fahr:* Proceed. of the soc. f. exp. biol. and med. **19**. 142 (1921). — [4]) *E. du Bois-Reymond*: Untersuchungen über tierische Elektrizität. **2**. (1) 425. l. c. S. 153, Zitat [1]). — [5]) Vgl. hierzu die grundlegenden Forschungen von *Julius Bernstein*: Zbl. f. d. med. Wissensch. 593 (1866); *Pflügers* Archiv. **1**. 173 (1868); Elektrobiologie. l. c. S. 171, Zitat [2]). — [6]) *E. Hering*: Sitzungsb. d. Akad. d. Wissensch., math.-physikal. Kl., Wien. **89**. (3). 137 (1884); *Lotos*. **9**. 35 (1889). — Vgl. auch *Head*: *Pflügers* Archiv. **40**. 207 (1887). — *S. Garten*: *Pflügers* Archiv. **136**. 545 (1910). — *D. S. Woronzow*: **206**. 1 (1924). Hier findet sich weitere Literatur. — *F. Verzár*: *Pflügers* Archiv. **211**. 244 (1926).

stärkung des Ruhestromes. Er nannte diese Erscheinung positive Nachschwankung.

Die Erklärung der Erscheinung der negativen Schwankung fällt, nachdem wir bereits erfahren haben, daß ganz allgemein Reizen, sofern sie eine Erregung zur Folge haben, Potentialunterschiede folgen, die wir in Gestalt der Erregungsströme erkennen können, nicht schwer. Der Ruhestrom und der Erregungsstrom sind entgegengesetzt gerichtet. Die gleiche Erscheinung läßt sich auch beim Nerven nachweisen, d. h. auch sein Längsquerschnittstrom zeigt bei Reizung — gleichgültig, welcher Art sie ist, nur muß sie wirksam sein — eine negative Schwankung. An und für sich könnte bei so kompliziert gebauten Gebilden, wie sie Muskel und Nerv darstellen, die Abnahme des Ruhestroms während des Zustandes der

Abb. 61.



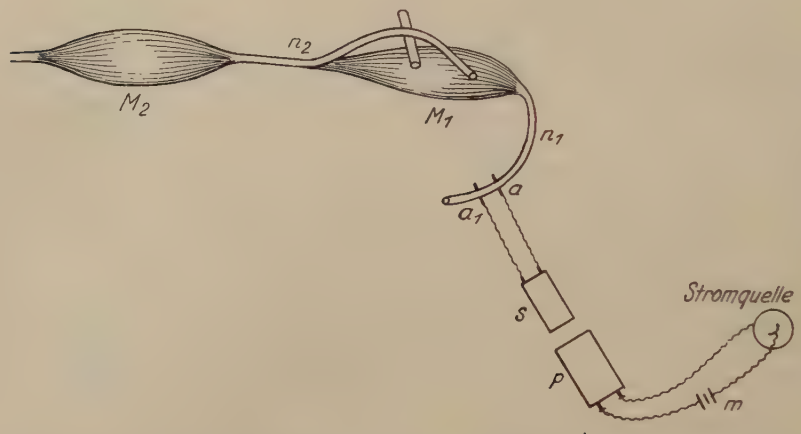
a a_1 = unpolarisierbare Elektroden; *g* = Querschnitt des Muskels; *l* = physiologischer Längsschnitt des Muskels; *p* = primäre Spule; *s* = sekundäre Spule; *b* b_1 = Elektroden zur Zuleitung des Reizstromes; *q* = Nebenschlüssel; *n* = Nerv.

Erregung mannigfache Ursache haben. So könnte z. B. der in den genannten Geweben vorhandene Widerstand sich ändern. *E. du Bois-Reymond* verschaffte sich dadurch Klarheit über den der negativen Schwankung zugrunde liegenden Vorgang, daß er den Ruhestrom durch einen ihm entgegengesetzt gerichteten Strom aufhob (vgl. hierzu S. 171). Wurde der Muskel jetzt gereizt, dann zeigte die Galvanometernadel einen Ausschlag im Sinne des Kompensationsstromes an. Wurde nun der den Ruhestrom kompensierende Strom ausgeschaltet, dann wurde die elektromotorische Kraft des durch den vorhergehenden Versuch nachgewiesenen Erregungsstromes herabgesetzt.

In besonders überzeugender Weise läßt sich der Nachweis, daß die negative Schwankung des im Tetanus befindlichen Muskels sich aus

einer schnellen Aneinanderreihung von kurzen Einzelschwankungen zusammensetzt, in der folgenden Weise führen[1]). Es wird, wie Abb. 62 darlegt, der Nerv eines Nervenmuskelpräparates (z. B. der N. ischiadicus mit zugehörigem M. gastrocnemius) mit Induktionsstromstößen oder mit sich rasch folgenden mechanischen Stößen gereizt[2]). Der Muskel gerät in Dauerkontraktion. Wird, wie aus Abb. 62 ersichtlich, der Nerv eines zweiten Nervenmuskelpräparates so auf den erwähnten Muskel gelegt, daß er diesem möglichst in der Längsrichtung der Fasern — am besten unter Berührung des physiologischen Längsschnittes und der Sehne oder an Stelle der letzteren eines Querschnittes — anliegt, dann gerät der zweite Muskel, sowie der erste in Tetanus übergeht. in den gleichen Zustand (s e k u n d ä r e r T e t a n u s).

Abb. 62.



M_1 = Muskel, der vom Reizstrom (p = primäre, s = sekundäre Spule, a und a_1 Elektroden) vom Nerven n_1 aus in Erregung versetzt wird. Auf ihm liegt der Nerv n_2 des Muskels M_2. m = Nebenschlüssel.

Die Beobachtung der Ausbreitungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung im Nerven und ihrer Größe hat zur Beantwortung einer Reihe von Fragen Verwendung gefunden. So hat man unter anderem die Frage der Ermüdbarkeit des Nerven an Hand des Verhaltens der negativen Schwankung geprüft[3]). Die von uns S. 138 mitgeteilten Methoden zur Entscheidung der genannten Frage sind jedoch an

[1]) Der erste Versuch dieser Art ist im Jahre 1842 von *Matteucci* ausgeführt worden. Seine richtige Ausdeutung war *E. du Bois-Reymond* vorbehalten. — [2]) *E. du Bois-Reymond*: *Poggendorffs* Annalen d. Physik u. Chemie. **58**. 1 (1843). — Vgl. auch *E. Hering*: Sitzungsb. d. Akad. d. Wissensch. Wien, math.-physikal. Kl. **85**. (3). 237 (1882). — [3]) Vgl. hierzu u. a. *R. E. Edes*: J. of physiol. **13**. 431 (1892). — *S. C. M. Sowton*: Proceed. royal soc. **66**. 379 (1900). — *S. Garten*: Beitr. zur Physiologie der marklosen Nerven. G. Fischer, Jena 1903. — *J. Vészi*: Z. f. allg. Physiol. **13**. 321 (1912). — *C. Tigerstedt*: Z. f. Biol. **58**. 451 (1912). — *H. Arends*: Z. f. Biol. **62**. 464 (1913).

Empfindlichkeit dem eben genannten Verfahren überlegen. Weiterhin ist an Hand des Verhaltens des Ruhestromes der Einfluß der Blutabsperrung auf den Warmblüternerven verfolgt worden[1]). Die Versorgung der Nerven mit Blutgefäßen ist eine sehr gute. Ein plötzliches Absperren derselben bedingt eine Steigerung der Erregbarkeit, bald folgt dann ein Abfall.

Während uns der Erregungsstrom Vorgänge innerhalb erregter Gewebsteile offenbart, die sich unter ganz normalen Verhältnissen vollziehen, trifft das beim Ruhestrom entschieden nicht zu. Zwar besteht durchaus die Möglichkeit, daß in ihm Komponenten enthalten sind, die normalem Zellgeschehen entsprechen, dazu kommen jedoch noch elektromotorische Kräfte, die den in den veränderten Geweben vor sich gehenden Umwandlungen ihre Entstehung verdanken. Es drängt sich uns ohne weiteres die Frage auf, ob das Studium des Ruhestromes uns irgendwie in der Erkenntnis jenes Geschehens fördern kann, das der Erregung und damit dem Auftreten der Erregungsströme zugrunde liegt. Das ist nun in der Tat der Fall. Es dürften, wie wir noch erfahren werden, in beiden Fällen im Prinzip gleiche Vorgänge Quelle der elektromotorischen Kräfte sein.

Eine weitere große Förderung in der Erkenntnis des Wesens des erregten Zustandes und der durch ihn zustande kommenden besonderen Verhältnisse hat das genauere Studium der Erregbarkeit des Nerven gegeben, während er von einem konstanten Strom durchflossen wird. Wir haben bereits S. 153 mitgeteilt, daß innerhalb gewisser Stromdichten der geschlossene Strom beim motorischen Nerven keine äußerlich sichtbaren Wirkungen hervorruft. Schließen und Öffnen des galvanischen Stromes können, wenn der Reiz wirksam ist, den angeschlossenen Muskel zur Kontraktion bringen bzw. eine Empfindung auslösen. Während jedoch der nicht zu starke Strom geschlossen bleibt, zeigt der Muskel keine Reaktion (vgl. hierzu S. 154). Anders liegen die Verhältnisse beim sensiblen Nerven. Es treten während der ganzen Dauer der Zuleitung von Strom Empfindungen auf. Bei schwachen Strömen erfolgt nur eine Anfangsempfindung, während bei starken eine Dauerempfindung vorhanden ist. Mittlere Stromstärken bewirken eine Empfindung, die als Nervenschwirren bezeichnet worden ist. Sie verliert sich je nach der Stromstärke mehr oder weniger rasch[2]).

Es ist nun die Frage aufgetaucht, ob dann, wenn z. B. der N. ischiadicus vom Frosch durchströmt wird und dabei der zugehörige Muskel (z. B. der M. gastrocnemius) in Ruhe bleibt, im durchströmten Nervengebiet und dessen Umgebung Veränderungen feststellbar sind. Zunächst ließ sich zeigen, daß sich im vom konstanten Strom durchflossenen Nerven eine Veränderung der elektromotorischen Wirksamkeit einstellt. Weiterhin sind Erregbarkeit und Leitfähigkeit in

[1]) *Eberhardt Koch*: Z. f. d. gesamte experim. Med. **50**. 238 (1926); *Pflügers* Archiv. **216**. (1927). — Vgl. über den Einfluß der Blutversorgung von Nerven auf ihre Erregbarkeit auch: *S. Mayer*: Zbl. f. d. med. Wissensch. Nr. 32/33 (1878). — *F. W. Fröhlich* u. *J. Tait*: Z. f. allg. Physiol. **4**. 105 (1904). Weitere Literatur vgl. bei *E. Koch*: l. c. — [2]) Vgl. *U. Ebbecke*: *Pflügers* Archiv. **197**. 482 (1923).

charakteristischer Weise verändert[1]). Der Gesamtzustand, in den der vom konstanten galvanischen Strom durchflossene Nerv gerät, ist Elektrotonus genannt worden[2]). Sein Auftreten ist im Laufe der Zeit verschieden erklärt worden. In den Erklärungsversuchen spiegelt sich der Fortschritt der physikalischen und chemischen Forschung wieder.

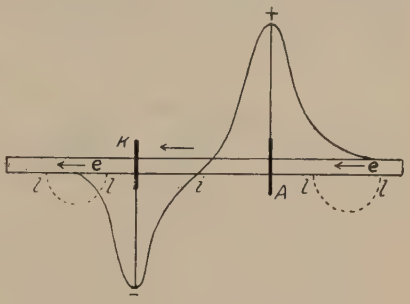
Wenden wir uns zunächst der Beobachtung der Veränderung der elektromotorischen Wirksamkeit des Nerven zu. Ihr Studium hat zu der wichtigen Folgerung geführt, daß Erscheinungen der Polarisation von grundlegender Bedeutung für das Auftreten des Elektrotonus sind[3]). *Hermann* versuchte das, was im Nerven bei der Durchleitung eines Stromes vor sich geht, an Hand eines Modelles verständlich und anschaulich zu machen. Er wählte dazu einen von einer Flüssigkeitshülle umgebenen langgestreckten Draht[4]). Wird dieser mit dem einen Pol einer sekundären Spule eines Induktionsapparates in Verbindung gebracht und die Hülle mit dem anderen, dann wird durch den Induktionsschlag eine Polarisation erzeugt, und zwar breiten sich die dieser entsprechenden Ströme über das Gebiet der beiden Elektroden hinaus fort. Eine Kombination von zwei Leitern der Elektrizität, die in einer polarisierbaren Grenzschicht aneinander grenzen, hat man Kernleiter genannt. Die gleiche Erscheinung, wie eben beschrieben, tritt dann auf, wenn die Hülle des genannten Systems mit einem konstanten Strom in Beziehung gebracht wird. Ganz entsprechend findet man, wenn einem Nerven an zwei Stellen mittels Elektroden ein Strom zugeführt wird, daß auch außerhalb der direkt durchflossenen, zwischen beiden Elektroden liegenden Nervenstrecke Ströme ableitbar sind. Sie sind elektrotonische Ströme genannt worden. Ihr Nachweis erfolgt, indem man von zwei Stellen des Nerven, die außerhalb der „Elektrodenstrecke" liegen, zu einem Galvanometer ableitet[5]). In Abb. 63[6]) ist

---

[1]) Vgl. hierzu *C. H. Pfaff*: Über tierische Elektrizität und Reizbarkeit. Leipzig 1795. — *Ritter*: Gehlens Journal. **6**. 421 (1808). — *Valentin*: Lehrbuch der Physiologie des Menschen. **2**. (2) 654 (1848). — *J. Rosenthal*: Z. f. rat. Medizin. **4** (3). 139 (1858). — *Wundt*: Arch. f. physiol. Heilkunde. **2**. 356 (1859). — *Eckhard*: Beitr. z. Anat. u. Physiol. **1**. 45 (1858). — [2]) Vgl. *E. du Bois-Reymond*: Untersuchungen über tierische Elektrizität. **2** (1) 289. Berlin 1848. — *E. Pflüger*: Elektrotonus. Berlin 1859. — *Wundt*: Untersuchungen zur Mechanik der Nervenzentren. **1**. Erlangen 1871; *Pflügers* Archiv. **3**. 437 (1870). — *L. Hermann*: *Pflügers* Archiv. **7**. 497 (1873). — [3]) Vgl. hierzu die Meinung von *G. H. Bishop* u. *Joseph Erlanger:* Americ. j. of physiol. **78**. 630 (1926). — [4]) *L. Hermann*: *Pflügers* Archiv. **5**. 264 (1872); **6**. 312 (1872); **7**. 301 (1873). — Vgl. auch *Matteucci*: C. r. de l'acad. des sciences. **56**. 760 (1863); **65**. 151, 884 (1867); **66**. 580 (1868). — *Grünhagen*: *Pflügers* Archiv. **35**. 527 (1885). — *Hoorweg*: *Pflügers* Archiv. **71**. 128 (1898). — *M. Cremer*: Z. f. Biol. **37**. 550 (1899); **40**. 477 (1900); **41**. 304 (1901); vgl. ferner Handbuch der Physiologie des Menschen (herausgegeben von *W. Nagel*). **4**. (2. Hälfte) 904 ff. F. Vieweg & Sohn, Braunschweig 1909. — *Boruttau*: *Pflügers* Archiv. **58**. 1 (1894); **59**. 47 (1894); **63**. 145, 158 (1896); **65**. 1 (1896); **66**. 285 (1897); **68**. 351 (1897); Zbl. f. Physiol. **12**. 382 (1898). — [5]) Vgl. weitere Einzelheiten bei *L. Hermann*: *Pflügers* Archiv. **7**. 315 (1873). — *W. Biedermann*: Sitzgsber. d. Akad. d. Wissensch., Wien, math.-physik. Kl. **97** (3). 84 (1888). — *M. Gildemeister* u. *O. Weiß*: *Pflügers* Archiv. **94**. 509 (1903). — *Bürker*: *Pflügers* Archiv. **91**. 373 (1902). — *M. Cremer* im Handbuch der Physiologie. 922 ff. l. c. S. 130, Zitat [1]). — [6]) Entnommen: *Julius Bernstein*: Elektrobiologie. S. 131. l. c. S. 171, Zitat [2]).

dargestellt, wie sich auch außerhalb der intrapolaren Nervenstrecke (zwischen der Anode [*A*] und der Kathode [*K*]) die Polarisation geltend macht. Die aufgetragene Kurve gibt ihre Stärke an, und zwar in *A* die der anodischen und in *K* diejenige der kathodischen Polarisation. Bei *i* geht die anodische in die kathodische Strecke über. Wir kommen auf diesen Punkt noch zurück. In der Abbildung ist durch den Verlauf der Kurve zum Ausdruck gebracht, daß die anodische Polarisation im Nerven eine stärkere ist als die kathodische. Es ist von großem Interesse, daß das auch beim oben erwähnten Modell (Draht und Flüssigkeitshülle, z. B. Platindraht und verdünnte Schwefelsäure) der Fall ist. Wird auf beiden Seiten von *l l* abgeleitet, dann erhält man Ströme in der Richtung von *e*. Sie sind innerhalb des Nerven dem polarisierenden Strome gleichgerichtet.

Abb. 63.



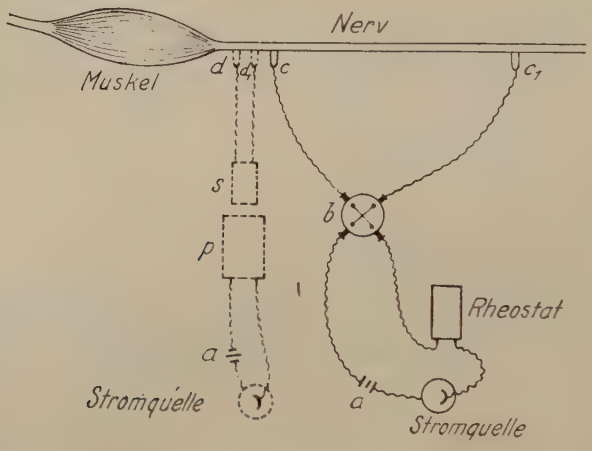
Bevor wir den Versuch unternehmen, die eben erwähnte Erscheinung des Auftretens von Polarisation für den Nerven (auch der Muskel zeigt sie, jedoch in abgeschwächtem Maße) zu erklären, wollen wir uns zuvor noch mit den beiden anderen, S. 142 genannten Vorgängen beschäftigen, nämlich mit der Veränderung der Erregbarkeit und der Leitfähigkeit[1]). Sie werden beide im gleichen Sinne beeinflußt, d. h. bei herabgesetzter Erregbarkeit ist die Leitfähigkeit verringert, und bei einer Zunahme der ersteren Eigenschaft treffen wir auf ein gesteigertes Leitvermögen. Der folgende Versuch beweist die Veränderung der beiden genannten Eigenschaften des Nerven, während dieser von einem konstanten Strom durchströmt wird. Es wird einem Nerven, der mit einem Muskel in Beziehung steht, ein konstanter, in seiner Stärke veränderbarer Strom zugeführt. Abb. 64, S. 180, gibt die Versuchsanordnung wieder. Mittels eines Stromwenders (Wippe *b*) wird bewirkt, daß bald die Kathode, bald die Anode dem Muskel benachbart ist (*c* und c_1 in Abb. 64 sind die Elektroden). Der konstante Strom wird durch einen Widerstand (z. B. einen Rheostaten) abgestuft. *a* gestattet das Schließen und Öffnen des Stromes. Wir benötigen noch einen zweiten Strom, den wir Reizstrom nennen wollen. Wir benützen dazu einen Induktionsapparat (in Abb. 64 ist die Vorrichtung für den Reizstrom punktiert eingezeichnet; *a* bedeutet den Nebenschlüssel, *p* die primäre und *s* die sekundäre Spule, *d* und d_1 stellen die Elektroden dar).

Die Prüfung der Beeinflussung der Erregbarkeit des Nerven durch das Zuführen eines konstanten Stromes wird nun in der folgenden

[1]) *E. Pflüger*: Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus. Berlin 1859.

Weise durchgeführt[1]). Als Grundlage dient uns der eben wirksame Reiz (Schwellenreiz). Wir stellen ihn unter Ausschluß des konstanten Stromes fest. Jetzt schalten wir diesen ein und fragen uns, ob der zuvor angewandte Reiz noch Schwellenwert besitzt. Es ist dies nicht der Fall. Prüfen wir dessen Wirksamkeit in der Nähe der Kathode des konstanten Stromes, dann finden wir, daß er einen größeren Erfolg — gemessen an der Zuckungshöhe des zugehörigen Muskels — zeitigt, als dem Schwellenreiz zukommt. Verkleinern wir durch Vergrößerung des Abstandes von sekundärer und primärer Spule des Induktoriums (vgl. Abb. 64) den Reiz, dann kommen wir zu jener Größe desselben, die eben noch einen Erfolg ergibt. Wird jetzt der konstante Strom geöffnet, dann erweist sich der eben noch wirksame Reiz als unterschwellig. Diese Beobachtung führt zum Schlusse, daß an der Kathode und in

Abb. 64.



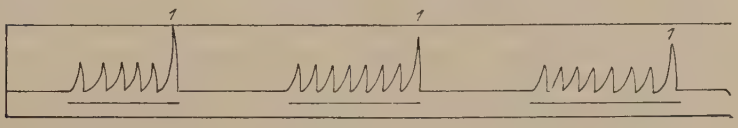
ihrer Umgebung erhöhte Erregbarkeit herrscht, solange der konstante Strom geschlossen ist. Hinzugefügt sei, daß, wie oben schon bemerkt, auch die Leitfähigkeit im gleichen Sinne verändert ist. An der Anode liegen die Verhältnisse anders. Stellen wir wiederum die Reizschwelle bei nicht geschlossenem, konstantem Strome fest, und schließen wir diesen, nachdem wir durch Stromwendung die Anode an jene Stelle gebracht haben, an der die Elektroden des Reizstromes den Nerven berühren, dann bemerken wir, daß nunmehr der Schwellenreiz zu einem unterschwelligen geworden ist. Es bleibt der Erfolg aus. Der Muskel zuckt nicht. Um eine Muskelkontraktion zu erhalten, müssen wir den Abstand der primären von der sekundären Rolle verkleinern, d. h. den Reiz verstärken. Schließlich gelangen wir zum Schwellenreiz bei der angeführten Versuchsanordnung. Jetzt öffnen wir den konstanten Strom

[1]) Vgl. auch die Versuchsanordnung von *B. Werigo*: Effekte der Nervenreizung durch intermittierende Kettenströme. Berlin 1891; *Pflügers* Archiv. **31**. 417 (1883); **84**. 260, 547 (1901).

und wiederholen den eben festgestellten Schwellenreiz. Wir finden, daß er jetzt überschwellig ist. Wir erkennen aus diesen Befunden, daß an der Anode und in ihrer Umgebung die Erregbarkeit, solange der konstante Strom geschlossen ist, eine Herabsetzung erfährt. Das trifft auch auf die Leitfähigkeit zu.

Der folgende Versuch zeigt, was a priori zu erwarten ist, daß auch andersartige Reize in ihrer Wirkung durch den geschlossenen, polarisierenden Strom beeinflußt werden[1]). Es wurde der Nerv eines Nervenmuskelpräparates durch sich rasch folgende mechanische Stöße gereizt. Die Reizstärke wurde so weit erniedrigt, bis der Muskel in Ruhe blieb. Wurde jetzt ein polarisierender Strom so zugeführt, daß seine Kathode dem Muskel benachbart war, dann erfolgten Zuckungen[2]). Abb. 65[3]) zeigt das Ergebnis des Versuches. Die horizontalen Striche bedeuten, daß der polarisierende Strom geschlossen war. Die hohe Zacke

Abb. 65.



der Kurve (1) rührt von der Schließung des polarisierenden Stromes her (die Kurve ist von rechts nach links zu lesen). Sobald der konstante Strom geöffnet wurde, verblieb, wie die an die Kurvenzacken sich anschließenden geraden, horizontalen Fortsetzungen der Kurve anzeigen, der Muskel in Ruhe[4]).

Es galt nun die Ausdehnung der vom Elektrotonus beeinflußten Strecke über den intrapolaren Bereich hinaus festzustellen. Ferner mußte eine Stelle innerhalb der letzteren aufzufinden sein, in der die Erregbarkeit bei der Durchleitung eines konstanten Stromes unbeeinflußt bleibt. Diese Stelle ist Indifferenzpunkt genannt worden. Vgl. hierzu *i* in Abb. 63, S. 179. Man erkennt die Lage des Indifferenzpunktes an Hand der S. 179 geschilderten und in Abb. 64, S. 180, dargestellten Versuchsanordnung daran, daß die Reizschwelle sich bei jenem Abstand der primären von der sekundären Rolle befindet, bei dem sie ohne Einschaltung des konstanten Stromes gelegen ist. Tasten wir von der Kathode und der Anode aus die extrapolare Strecke mittels des Reizstromes ab, dann treffen wir von beiden Seiten aus auf eine Stelle,

---

[1]) *Tigerstedt*: Bihang till. kgl. svenska vetenskap.-akad. handlingar. **6**. Nr. 22. — [2]) Man hat solche Ströme auch zentrifugale bzw. absteigende genannt. Ist die Anode dem Muskel benachbart, dann bezeichnet man die Ströme als zentripetale bzw. aufsteigende. — [3]) Entnommen *Tigerstedt*: Bihang till. kgl. svenska vetensk.-Akad. handlingar. **6**. Nr. 22. — [4]) Beobachtungen an marklosen Nerven vgl. bei *S. Garten*: Beitr. zur Physiol. der marklosen Nerven. 72. l. c. S. 176, Zitat [3]). — *Max Cremer* in Handbuch der Physiol. 955. l. c. S. 130, Zitat [1]).

die sich als in ihrer Erregbarkeit durch den konstanten Strom unbeeinflußt erweist. An ihr findet der Einfluß des Elektrotonus sein Ende. Man hat den anodischen Elektrotonus auch Anelektrotonus genannt. Entsprechend spricht man von einem Katelektrotonus. Hervorgehoben sei noch, daß die geschilderten Beobachtungen über den Einfluß des polarisierenden Stromes auf die Erregbarkeit nur für ganz frische Nerven zutreffen. Leitet man durch einen Nerven einen konstanten galvanischen Strom, dann beobachtet man — je nach der Stärke des polarisierenden Stromes früher oder später — eine Abnahme der Erregbarkeit an der Kathode[1]). Dieser Zustand kann die Öffnung des genannten Stromes überdauern. Es ist daran gedacht worden, daß es sich um Veränderungen im Kathodengebiet handle, die in ihrer Wirkung den S. 172 geschilderten Einflüssen gleichkommen. Voll befriedigen kann eine solche Annahme vor allem deshalb nicht, weil der Beweis in Gestalt des Nachweises der Entstehung von den S. 173 erwähnten Ruheströmen nicht geführt ist. Wir werden noch erfahren, daß es auf Grund der Vorstellungen, die man sich zur Zeit über den Vorgang der Erregung und seiner Auslösung macht, möglich ist, die Beobachtung der „depressiven Kathodenwirkung" verständlich zu machen[2]).

Es ist nun von ganz besonderer Bedeutung, daß die Erscheinungen des Elektrotonus nicht nur am isolierten Nerven zu beobachten sind, vielmehr lassen sich auch ohne Freilegung von solchen — z. B. beim Menschen — elektrotonische Erregbarkeitsänderungen nachweisen. Es ist dabei allerdings nicht möglich, die Ein- und Austrittsstellen des Stromes im Nerven genau festzustellen, da die entstehenden Stromfäden, ehe sie den Nerven erreichen, das ihn umgebende Gewebe und vor allem zunächst die Haut durchsetzen müssen. Man hat diese Schwierigkeit dadurch überwunden, daß man sowohl den konstanten Strom als auch den die Erregbarkeit feststellenden elektrischen Stromstoß den gleichen Weg durch die Haut benützen läßt[3]). Es fallen dann die beiden physikalischen und ferner auch alle physiologischen Elektroden des polarisierenden und des Reizstromes zusammen[4]). Bei einer solchen Versuchsanordnung ließen sich die elektrotonischen Erregbarkeitsänderungen an Nerven von Menschen mit aller Deutlichkeit nachweisen.

---

[1]) *M. Schiff*: Lehrbuch der Physiol. d. Menschen. 94. Lahr 1858/59. — *Engelmann*: *Pflügers* Archiv. **3**. 409 (1870). — *A. Grünhagen*: Z. f. rationelle Med. **36**. 132 (1869). — *B. Werigo*: *Pflügers* Archiv. **31**. 417 (1883); **84**. 260, 595 (1901). — *K. Bürker*: *Pflügers* Archiv. **91**. 373 (1902). — [2]) Nach Einschaltung des Polarisationsstromes zeigt der Erregungsstrom ein verändertes Verhalten. Es wird die Erregungsstromwelle an der Anode vergößert, an der Kathode verkleinert. Vgl. hierzu *J. Bernstein*: *Pflügers* Archiv. **8**. 45 (1874). — *L. Hermann*: *Pflügers* Archiv. **6**. 560 (1872); **7**. 349 (1873); **8**. 258 (1874); **10**. 215 (1875); **24**. 258 (1881). — *Boruttau*: *Pflügers* Archiv. **63**. 158 (1896); **66**. 300 (1897). — *Gotch* u. *Burch*: Proceed. of the royal soc. **63**. 305 (1898). — *F. Verzár*: *Pflügers* Archiv. **206**. 703 (1924). — *A. Samojloff*: *Pflügers* Archiv. **209**. 484. (1925). — [3]) *A. Waller* u. *de Watteville*: Philosoph. transact. of the royal soc. **3**. 961 (1882). — [4]) *U. Ebbecke*: Krogh-Festschrift. 12. Kopenhagen 1926.

Wir kommen nun auf eine Vorstellung zurück, auf die wir schon S. 163 stießen. Wir betonten, daß angenommen wird, daß die der Schließung eines elektrischen Stromes folgende Muskelzuckung auf einen Erregungsvorgang zurückzuführen sei, der von der Kathode ausgehe. Bei der Öffnung des Stromes ist nach den einen Forschern die Anode der Sitz der entstehenden Erregung, während, wie wir schon S. 165 erwähnt haben, von anderer Seite angenommen wird, daß auch die Öffnungszuckung des Muskels eine „Kathodenreizung" darstellt. Wir sprachen von einer „physiologischen" Kathode. Obwohl diese Annahme vieles für sich hat, ist sie doch zur Zeit noch nicht durch eindeutige Beobachtungen belegt. Infolgedessen müssen wir uns zunächst noch der allgemein üblichen Darstellung anpassen. Es läßt sich übrigens, falls die Anschauung, daß die Erregung bei Schließung und Öffnung des Stromes jeweilen von der „physiologischen" Kathode ausgeht, streng bewiesen werden sollte, das im folgenden zur Darstellung Gelangende leicht entsprechend umstellen.

Pflüger[1]), dem wir auf diesem Forschungsgebiete Beobachtungen und Deutungen von solchen verdanken, die für seinen ganzen Ausbau von grundlegender Bedeutung sind, hat zum Ausdruck gebracht, daß der entstehende Katelektrotonus und der verschwindende Anelektrotonus es seien, die den Anstoß zur Auslösung des Erregungsvorganges geben. Dabei ist der beim Entstehen des ersteren auftretende Reiz stärker als der beim Verschwinden des letzteren sich einstellende. Ferner ist bedeutsam, daß beim Öffnen des polarisierenden Stromes die bis dahin vorhandenen Erregbarkeitsverhältnisse sich umkehren, d. h. es herrscht an der Anode erhöhte Erregbarkeit und Leitfähigkeit. Beide Eigenschaften sind dabei an der Kathode herabgesetzt. Diese Umkehr bedeutet den Übergang zum Erregbarkeitszustand des nichterregten Nerven bzw. Gewebes.

Eine ganze Reihe von Einzelbefunden werden von dieser Grundlage aus erklärt. So beobachtet man bei den kurz dauernden Stromstößen der induzierten Ströme, daß bis zu einer gewissen Stärke derselben nur der entstehende Katelektrotonus sich geltend macht. Erst von einer gewissen Intensität der Stromstöße an tritt die Wirkung des verschwindenden Anelektrotonus in Erscheinung. Reizt man z. B. den Nerven eines Nervenmuskelpräparates mit Induktionsströmen — wobei die Kathode dem Muskel benachbart sei —, dann beobachtet man, daß die Zuckungen des Muskels mit steigender Reizstärke zunehmen. Schließlich wird eine Zuckungshöhe erreicht, die bei weiterer Zunahme der Reizstärke zunächst unverändert bleibt (maximale Zuckung). Wird der Reiz weiterhin verstärkt, dann tritt von einer bestimmten Stromstärke an eine weitere Verstärkung der Muskelzuckung auf (übermaximale Zuckungen). Es kommt das daher, daß nunmehr auch die

---

[1]) *E. Pflüger*: Elektrotonus 454. l. c. S. 179, Zitat [1]). — Vgl. auch *Heidenhain*: Arch. f. physiol. Heilk. N. F. **1**. 443 (1857). — Vgl. über die Gültigkeit des „*Pflüger*schen Zuckungsgesetzes" für sensible Bahnen: *E. Pflüger*: Unters. aus dem physiol. Laborat. zu Bonn 159. Berlin 1865. — *Hällstén*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 112 (1880); 163 (1888). — Für sekretorische Bahnen siehe *Biedermann*: *Pflügers* Archiv. **54**. 242 (1893). — Für die Hemmungsfasern des N. vagus siehe *Donders*: *Pflügers* Archiv. **5**. 1 (1872).

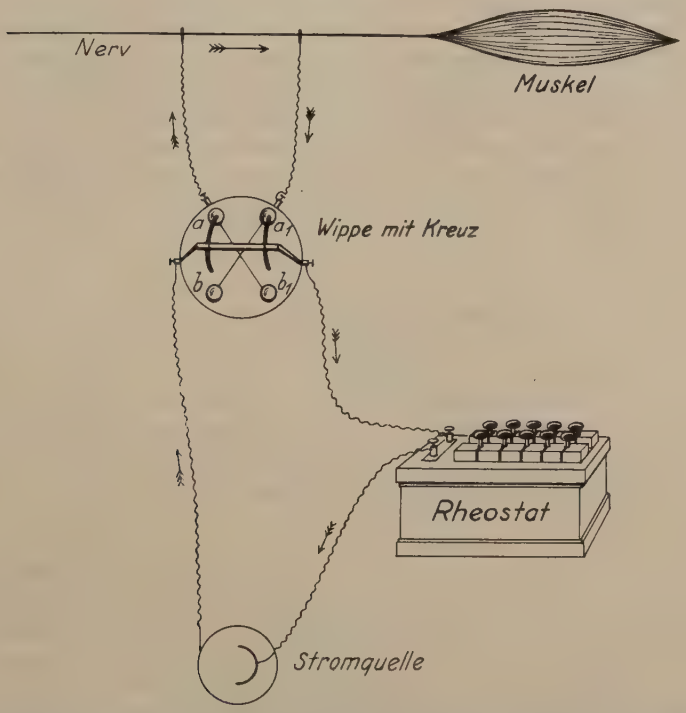
Anelektrotonusreize wirksam werden[1]). Ist beim geschilderten Versuch die Anode dem Muskel benachbart, dann macht sich mit zunehmender Reizstärke die blockierende Wirkung — vgl. hierzu das S. 181 Mitgeteilte — des Anelektrotonus beim Schließen des Stromes bemerkbar. So kommt es, daß bei zunehmender Reizstärke die Muskelzuckungen, nachdem sie anfänglich verstärkt ausgefallen sind, wieder zurückgehen. Bei weiterer Verstärkung der Reize kommt dann auch hier der Anodenöffnungsreiz zur Geltung.

Von den geschilderten Befunden aus lassen sich nun eine Reihe sonst schwer verständlicher Beobachtungen leicht erklären. Stellen wir uns die folgende Versuchsanordnung vor (vgl. Abb. 66). Wir haben ein frisches Nervenmuskelpräparat vor uns und legen an den Nerven Elektroden, die durch Leitungsdrähte mit einer Stromquelle in Verbindung stehen. In den Stromkreis bauen wir ein Instrument ein, das uns gestattet, die Stromstärke abzustufen (z. B. einen Rheostaten). Ferner führen wir den Strom durch eine Wippe mit Kreuz, die es uns ermöglicht, den Strom umzukehren, d. h. wir beabsichtigen das eine Mal die Kathode und das andere Mal die Anode dem Muskel benachbart zu legen. Wir beginnen nun mit ganz schwachen Reizen. Der Strom wird abwechselnd mittels eines Schlüssels geschlossen und dann wieder geöffnet. Wir wollen annehmen, daß die angewandten Reize zunächst unterschwellig seien. Es bleibt jeder Erfolg aus. Der Muskel bleibt in Ruhe. Nun verstärken wir den Reiz, indem wir den Widerstand im Stromkreis herabsetzen. Es sei die Kathode dem Muskel benachbart. Wir erhalten zum erstenmal eine Muskelzuckung, wenn der Strom geschlossen wird, während bei seiner Öffnung kein Erfolg erzielt wird. Wir erinnern uns des Umstandes, daß das Entstehen des Katelektrotonus der stärkere Reiz gegenüber dem Verschwinden des Anelektrotonus ist. Somit erreichen wir mit ihm zuerst die Schwelle des Reizes. Ist die Anode dem Muskel benachbart, dann liegen die Verhältnisse gleich. Auch in diesem Falle tritt zum erstenmal bei der Schließung des mehr und mehr verstärkten Reizes ein Erfolg auf. Wir müssen nunmehr, um auch bei der Öffnung des Stromes einen Erfolg zu erzielen, den Reiz verstärken. Dabei erhalten wir fortlaufend stärkere Schließungszuckungen, weil der Katelektrotonusreiz mehr und mehr an Stärke zunimmt. Wir kommen dann in eine Versuchsperiode hinein, während der sowohl der Schließungs- als der Öffnungsreiz erfolgreich ist. Die dabei stattfindenden Muskelzuckungen unterscheiden sich jedoch zunächst, wie schon erwähnt, durch ihr verschiedenes Ausmaß. Verstärken wir fortlaufend den Schließungs- und Öffnungsreiz, indem wir immer mehr Widerstände aus dem Stromkreis entfernen, dann kommen wir schließlich bei einer bestimmten Reizstärke zu dem folgenden Befund. Ist die Kathode dem Muskel benachbart, dann ergibt die Schließung des Stromes eine starke Kontraktion des Muskels, während er bei dessen Öffnung eine mit der Zunahme der Reizstärke abnehmende Zuckung aufweist. Sie kann schließlich ganz ausbleiben. Der erstere Befund bedarf keiner weiteren Erklärung, wohl aber der zweite. Wir

[1]) Vgl. hierzu *A. Fick*: Sitzungsb. d. Akad. d. Wissensch., Wien, math.-physikal. Kl. **46**. (2) 350 (1862); **47** (2). 79 (1863); **48** (2). 220 (1862); Unters. über elektrische Nervenreizung. Friedrich Vieweg, Braunschweig 1864.

haben oben erwähnt, daß Erregbarkeit und Leitfähigkeit im gleichen Sinne beeinflußt werden. Ferner haben wir mitgeteilt, daß bei der Öffnung des polarisierenden Stromes an der Kathode herabgesetzte Erregbarkeit und damit verknüpft auch verminderte Leitfähigkeit herrscht. Diese letztere kann so stark beeinflußt sein, daß die beim Öffnen des Stromes durch den Anelektrotonusreiz ausgelöste Erregung

Abb. 66.



⟶ Stromrichtung bei der Berührung der am Bügel der Wippe angebrachten Verbindungsdrähte mit den Stellen a a_1, von denen aus Leitungsdrähte zum Nerven führen. Wird so umgestellt, daß der von der Stromquelle kommende Strom die Stelle b erreicht, dann verläuft er durch den einen Schenkel des Verbindungskreuzes zur Stelle a_1 und von da aus zum Nerven. Man erkennt ohne weiteres, daß nunmehr die Stromrichtung eine andere als zuvor ist. Vom Nerven aus wird vom Strom durch den Leitungsdraht die Stelle a der Wippe erreicht. Er verläuft durch den anderen Schenkel des Kreuzes zur Stelle b_1 und kehrt dann zur Stromquelle zurück.

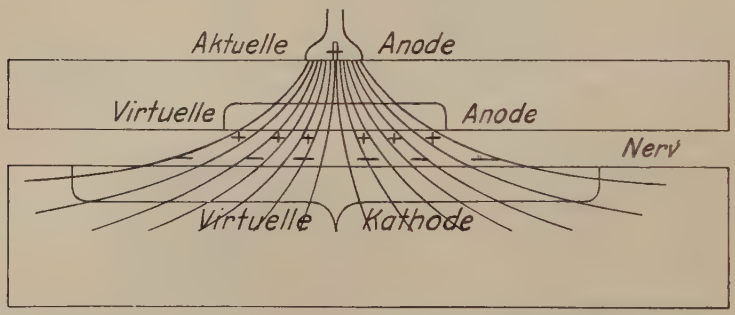
nicht durch die unter dem Einfluß des Katelektrotonus stehende Nervenstrecke hindurch kann. Diese Stelle ist blockiert! Ist nun umgekehrt die Anode dem Muskel benachbart, dann findet die Blockade beim Schließen des polarisierenden Stromes statt. Der entstehende Katelektrotonus löst eine Erregung aus. Sie dringt jedoch nicht bis zum Muskel vor, weil die unter der Herrschaft des Anelektrotonus stehende Nervenstrecke leitungsunfähig ist[1]). Selbstverständlich erfolgt eine kräftige Öffnungs-

[1]) Über andersartige Deutungen des Ausbleibens der Schließungs- bzw. Öffnungszuckung je nach der Lage der Kathode bzw. Anode, insbesondere die Möglichkeit des Eingreifens der oben (S. 182) erwähnten depressiven Kathodenreizung vgl. *Max Cremer*: l. c. 988. S. 130, Zitat [1]).

zuckung, sobald der Strom geöffnet wird, weil ja die Anode in unmittelbarer Nähe des Muskels liegt. Der Beobachtung einer Herabsetzung der Stärke der Muskelkontraktion, solange die Blockade sich nicht geltend macht, liegt wahrscheinlich eine nicht alle Nervenfasern gleichmäßig treffende Beeinflussung durch den konstanten Strom zugrunde. Mit seiner Verstärkung werden mehr und mehr davon leitungsunfähig.

Der Versuch, die erwähnten Erscheinungen, genannt die *Eckard-Pflüger*sche Zuckungsregel, auch bei Reizung von Nerven des Menschen mit elektrischen Stromstößen verschiedener Stärke und bei verschiedener Lage der Anode bzw. Kathode zum Muskel nachzuweisen, hatte nur teilweisen Erfolg. Es beruht dies ohne Zweifel darauf, daß die in die Tiefe dringenden Stromfäden den Nerven nicht längs durchströmen, vielmehr in schräger bis querer Richtung. Es hat dies zur Folge, daß in unmittelbarer Nähe des wirksamen Poles entgegengesetzte, „virtuelle" Pole vorhanden sind. (Vgl. hierzu Abb. 67.) Daß diese Erklärung der beobachteten Abweichungen, die sich insbesondere auf das

Abb. 67.



Schematische Darstellung der Eintrittsstelle des Stromes in einen Nerv bei Reizung von der Haut aus. An der Austrittsstelle des Stromes (Kathode) liegen die Verhältnisse im Prinzip gleich.

Verhalten bei Anwendung stärkerer Reize beziehen, begründet ist, konnte am Froschnerven gezeigt werden, sobald dieser unter ähnlichen Bedingungen, wie sie bei Reizung z. B. des N. ulnaris des Menschen vorhanden sind, gereizt wurde[1]). Ein abweichendes Verhalten der Erregbarkeit des Nerven wird im Verlaufe seiner Degeneration gefunden. Sie erlischt schließlich vollkommen. Man hat von einer Entartungsreaktion gesprochen[2]).

Wir haben nunmehr eine ganze Reihe wichtiger Beobachtungen kennengelernt, die alle Beziehungen zum Erregungsvorgang haben. Wir stehen nun vor der Aufgabe, sie von einheitlichen Gesichtspunkten aus zu erklären. Ihre Lösung ist dadurch erleichtert, daß der Vorgang der Erregung nicht etwas für den Nerven Eigenartiges ist, vielmehr begegnen wir ihm, wie wir

[1]) Vgl. *W. Achelis*: *Pflügers* Archiv. **106**. 329 (1905). — [2]) Vgl. u. a. *E. Reiss*: Die elektrische Entartungsreaktion. J. Springer, Berlin 1911; Deutsches Arch. f. klin. Med. **117**. 482 (1915); Z. f. Biol. **66**. 359 (1915); vgl. ferner Studien über die Veränderungen der Erregbarkeit von Nerven durch Sauerstoffentziehung u. s. w. bei *Walther Thörner*: *Pflügers* Archiv. **197**. 159, 187 (1922); **198**. 373 (1923); **206**. 411 (1924); Z. f. Biol. **81**. 227 (1924).

bereits mehrfach betont haben, ganz allgemein bei jedem protoplasmatischen Gebilde. Nur die Ausbreitung der Erregung zeigt je nach der Struktur des Gewebes, bzw. allgemeiner ausgedrückt, je nach der vorhandenen Organisation des vom Reiz getroffenen Systems Besonderheiten. Wenn wir das Problem des erregten und unerregten Zustandes an dieser und nicht an einer beliebigen anderen Stelle zusammenfassend behandeln, dann geschieht das deshalb, weil es am Nerven am eingehendsten studiert ist. Insbesondere gestattet der ganze Bau des Nerven der Leitung der Erregung bei weitem am übersichtlichsten zu folgen. Hat das Problem der Erregung durch das Studium des Verhaltens von Nervenbahnen unter Verwendung der zugehörigen Erfolgsorgane (Empfindungszentren, Reflexzentren, Muskeln, Drüsen) auch manche Förderung erfahren, so ist doch erst ein tieferer Einblick in das ganze, dem Erregungsvorgang zugrunde liegende Geschehen dadurch ermöglicht worden, daß an anderen Gewebs- und Zellarten gemachte Erfahrungen mit berücksichtigt werden konnten. Schon am einzelligen Lebewesen können wir Studien über den Einfluß verschiedenartiger Reize machen. Wir bemerken, daß manche Organismen durch Licht angelockt und andere im Gegenteil verscheucht werden. Wärme und Kälte, mannigfaltige chemische Einwirkungen u. s. w. äußern ihren Einfluß in charakteristischer Weise auf Einzelzellen. Der wirksame Reiz führt auch bei ihnen zur Auslösung einer Erregung. Sehr wertvolle Befunde hat vor allem auch das Studium des Verhaltens von Flimmerzellen[1]) und ferner von Hautgeweben auf Reize ergeben.

Wir wollen an die Erscheinungen des Elektrotonus anknüpfen. Er ist die Folge der durch den zugeleiteten Strom bewirkten Polarisation. Wir haben auch schon des Versuches gedacht, das Auftreten der elektrotonischen Ströme an Hand eines Modelles zu erklären, bei dem durch einen Draht, der mit einem feuchten Leiter in Berührung steht, ein Strom geleitet wird. *L. Hermann*, dem wir den Vergleich der Nervenfaser mit dem sog. Kernleitermodell verdanken, schuf damit eine Grundlage, von der aus die verschiedenen, am Nerven im Zustand des Elektrotonus auftretenden Erscheinungen in ihrem Wesen und ihrer Ausbildung verfolgt werden konnten. Die ganze Erforschung des Zustandes der Erregung erhielt damit neue Impulse. Im Laufe der Zeit ergaben Beobachtungen verschiedener Art Anlaß zur genaueren Betrachtung des Verhaltens der einzelnen Zellen gegenüber ihrer Umgebung. Wir haben seinerzeit an zahlreichen Beispielen kennengelernt, daß Vorrichtungen getroffen sein müssen, die es ermöglichen, daß die einzelne Zelle — bzw. Systeme von solchen — ihre Besonderheit bewahrt und ferner bestimmte Stoffe aufnimmt und andere nicht. Insbesondere das Studium der Narkose festigte unter Berücksichtigung der physikalisch-chemischen Forschungen des Geschehens an Zellgrenzflächen — und allgemeiner an Phasengrenzflächen überhaupt — die Ansicht.

---

[1]) Vgl. hierzu die Literatur bei *Th. W. Engelmann* im Handbuch der Physiol. (herausgegeben von *L. Hermann*). **1**. 380 (1879). — *A. Pütter:* Ergebnisse der Physiol. (herausgegeben von *Asher-Spiro*) **2** (2). 1 (1903). — *O. Weiss* im Handbuch der Physiol. (herausgegeben von *W. Nagel*). **4**. 666 (1909). — *Ernst Gellhorn* im Handbuch der normalen und pathol. Physiologie (herausgegeben von *A. Bethe, G. v. Bergmann, G. Embden* u. *A. Ellinger*). **8** (1). 37 (1925).

daß beim gesamten Geschehen im Organismus Gruppierungen von im kolloiden Zustand befindlichen Teilchen eine Rolle spielen müssen, die in ihrem ganzen Verhalten mit Membranen verglichen werden können, denen eine spezifische Durchlässigkeit bzw. Undurchlässigkeit für bestimmte Stoffe eigen ist[1]). Es handelt sich im tierischen Organismus nicht um Membranen im gewöhnlichen Sinne des Wortes, vielmehr werden durch im kolloiden Zustand befindliche Teilchen Grenzflächen geschaffen, die in ihren ganzen Eigenschaften von den in ihrer Umgebung vorhandenen Bedingungen abhängig sind. Es ist dabei im Prinzip gleichgültig, ob man sich die einzelne Zelle als von einer Hülle von solchen Teilchen, etwa bestehend aus Eiweißteilchen in Kombination mit Phosphatiden, Cholesterinestern, Cholesterin, Fetten, umgeben denkt, oder aber innerhalb der Zellen weitere Abgrenzungen in Gestalt von Phasengrenzflächen vorstellt —, schließlich bedingt jedes kolloide Teilchen mit seiner Oberfläche eine solche gegenüber dem Dispersionsmittel, d. h. gegenüber dem übrigen, in einer anderen Phase befindlichen Zellinhalt. Bei den Nerven liegen insofern besondere Verhältnisse vor, als wir einerseits Nervenfibrillen und andererseits das Neuroplasma haben. An den Grenzflächen beider Gebilde spielen sich Vorgänge von größter Bedeutung ab[2]).

Trotz sehr großer Fortschritte auf dem Gebiete der Erkenntnis jener Vorgänge, die zum Reiz führen und anschließend die Erregung auslösen, dürfen wir doch keinen Augenblick aus den Augen verlieren, daß die im Laufe der Zeit — angepaßt an die Entwicklung der Elektrizitätslehre, der gesamten physikalischen Chemie und insbesondere der Elektrochemie und der Thermodynamik — entstandenen Vorstellungen noch keine endgültige und restlose Beantwortung der Frage nach dem Wesen des Erregungsvorganges bei Einwirkung adäquater Reize bedeuten.

Es waren zunächst insbesondere die Arbeiten von *Nernst* und von *Wilhelm Ostwald* auf dem Gebiete der Elektrochemie, die zu Ergebnissen führten, die diese Forscher selbst veranlaßten, diese auf das Gebiet des Erregungsvorganges anzuwenden. Schon *E. du Bois-Reymond* dachte an die Möglichkeit, daß die elektrische Reizung die erste Stufe einer Elektrolyse sein könnte. *Ostwald*[3]) ging bei seinen Betrachtungen über den Erregungsvorgang von der Beobachtung aus, daß Membranen bestimmter Art nicht für alle Stoffe durchlässig sind. So läßt z. B. die durch Berührung von $CuSO_4$- und $K_4Fe(CN)_6$-Lösung sich bildende Ferrozyankupfermembran $CuSO_4$- und $K_4Fe(CN)_6$-Moleküle nicht hindurch[4]). Als er ein U-förmig gebogenes Rohr mit $K_4Fe(CN)_6$-Lösung füllte und dessen beide Öffnungen mit Pergamentpapier verschloß und dann die abgeschlossenen Enden in zwei mit $CuSO_4$-Lösung gefüllte Gläser stellte, in die Cu-Elektroden eintauchten, und nunmehr, nachdem er festgestellt hatte, daß die angewandte Kombination stromlos war, einen Strom mittels der erwähnten Elektroden durch das System leitete, zeigte sich Polaristion an der gebildeten Ferrozyankupfermembran. An der Anodenmembran schieden sich außen Cu-Ionen und innen $Fe(CN)_6$-

[1]) Vgl. hierzu Physiologische Chemie II, Vorlesung 7 und 12. — [2]) Vgl. über Permeabilitätseigenschaften der Nervenhüllen: *Hans Netter: Pflügers* Archiv. **215**. 373 (1927). — [3]) *W. Ostwald*: Z. f. physikal. Chemie. **6**. H. 1 (1890). — [4]) Vgl. hierzu Physiologische Chemie II, 124.

Ionen ab und auf der Kathodenmembran außen SO_4-Ionen, die sich mit den durchtretenden K-Ionen vereinigten. Der zugeführte Strom büßte rasch an Stärke ein. Wurde er geöffnet, dann zeigte sich ein entgegengesetzt gericheter Polarisationsstrom. Stellt man sich nun vor, daß die Zellen des Organismus von spezifisch durchlässigen Grenzschichten umgeben sind, und denkt man an das Vorhandensein von Elektrolyten im Zellinhalt, und macht man die Voraussetzung, daß eine solche Grenzschicht z. B. das positiv geladene Ion eines Elektrolyten (eines Salzes) hindurchläßt, jedoch das negativ geladene nicht, dann haben wir das Bestehen einer elektrischen Doppelschicht vor uns. Sie würde im erwähnten Falle ihre positive Spannung nach außen und die negative nach innen kehren. Wird eine Nerven- bzw. eine Muskelfaser durchschnitten, dann muß es zur Ausbildung eines Potentialunterschiedes zwischen der positiven (unverletzten) Oberfläche der erwähnten Zellen und deren negativem Querschnitt kommen. Von diesen Gesichtspunkten aus fände somit die Bildung des Ruhestromes eine einfache Erklärung[1]). Die *Ostwald*schen Anschauungen haben durch *Julius Bernstein*[2]) einen weiteren Ausbau erfahren.

W. Nernst[3]) ging bei der Entwicklung seiner Vorstellungen über jene Vorgänge, die den Folgeerscheinungen des elektrischen Reizes der Nerven zugrunde liegen, von seinen Erfahrungen an Konzentrationsketten aus. Er stellt sich vor, daß Konzentrationsunterschiede dann entstehen, wenn durch die Berührungsfläche von zwei nicht mischbaren Flüssigkeiten, in denen sich ein Elektrolyt verteilt, ein elektrischer Strom geleitet wird[4]). Die sich durch verschiedene Löslichkeit bzw. verschiedene Wanderungsgeschwindigkeit[5]) der Ionen herausbildende Konzentrationsänderung ist nach *Nernst* die Ursache der Auslösung der Erregung[6, 7]). Es ist sehr wohl möglich, die verschiedenen An-

---

[1]) Vgl. hierzu *Jacques Loeb* u. *Reinhard Beutner*: Biochem. Z. **41**. 1 (1912); **44**. 303 (1912). — [2]) *Julius Bernstein*: Elektrobiologie. 87. l. c. S. 171, Zitat [2]). — [3]) *W. Nernst*: Nachrichten von der Gesellsch. der Wissensch. zu Göttingen, math.-physikal. Kl. 104. (1899); *Pflügers* Archiv. **122**. 275 (1908). — Vgl. auch *W. Nernst* u. *Riesenfeld*: Annalen der Physiol. 8. (4) 600 (1902). — Vgl. ferner *A. V. Hill*: J. of physiol. **40** 190 (1910). — *U. Tanaka*: Z. f. Biol. **83**. 399 (1925). — Eine kritische Betrachtung der ganzen Anschauungen findet sich bei *Karl Umrath*: Biologia generalis. **1**. 396 (1925); Z. f. Biol. **84**. 1 (1926); vgl. auch **85**. 45 (1926). — [4]) Vgl. hierzu die Berechnung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven unter der Annahme einer Ionenkonzentrationsverschiebung bei *Broemser*: Z. f. Biol. **72**. 37 (1920); **73**. 19 (1921); **83** 355 (1925). — Vgl. auch *A. Eucken* u. *K. Miura*: *Pflügers* Archiv. **140**. 593 (1911) — *P. Schulze*: *Pflügers* Archiv. **211**. 157 (1926). — [5]) Vgl. hierzu auch *Oker-Blom*: *Pflügers* Archiv. **84**. 191 (1901). — [6]) Vgl. über Modellversuche mit Ölketten: *Beutner*: Die Entstehung elektrischer Ströme in lebenden Geweben. Enke, Stuttgart 1920; Biochem. Z. **137**. 496 (1923). — Vgl. auch *Jacques Loeb* u. *R. Beutner*: Biochem. Z. **51**. 288 (1913); **59**. 195 (1914). — *H. Rohonyi*: Biochem. Z. **66**. 232, 248 (1914); **130**. 68 (1922). — Mit Eiweißketten: *Rudolf Höber*: Z. f. physikal. Chemie. **110**. 142 (1924). — Vgl. auch *Vorschütz*: *Pflügers* Archiv. **190**. 54 (1921). — *Natannsen*: Ebenda. **196**. 637 (1922). — *Matsuo*: Ebenda. **200**. 132 (1923). — *Rudolf Mond*: *Pflügers* Archiv. **203**. 247 (1924). — *W. Deutsch*: *Pflügers* Archiv. **209**. 675 (1925). — Vgl. auch *M. Cremer*: Z. f. Biol. **47**. 1 (1906). — Vgl. auch *E. Schwartz*: *Cremers* Beiträge zur Physiologie. **2**. 129 (1923). — *A. v. Ranke* u. *G. Müller:* Ebenda. **2**. 229 (1924). — *Hans Rosenberg* u. *Rud. Westphal*: Ebenda. **3**. 225 (1926). — [7]) *W. Nernst* hat, was von besonders großer Bedeutung ist, den Versuch unternommen, die Beziehungen zwischen elektrischem Reiz bzw. den durch ihn ausgelösten Konzentrations-

schauungen, die zur Erklärung der Auslösung des Erregungsvorganges gegeben worden sind, unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt zu betrachten. Es handelt sich im wesentlichen um eine Verschiebung von Ionen, sei es nun, daß Grenzflächen vorhanden sind, die für solche bestimmter Ladung durchlässig und für andere undurchlässig sind, sei es, daß dadurch Konzentrationsunterschiede auftreten, daß in bestimmten Zellanteilen das eine Ion löslich ist und das andere nicht, sei es, daß auch nur Unterschiede in der Wanderungsgeschwindigkeit in dem einen und dem anderen Lösungsmittel der Zellen vorhanden sind, oder sei es, daß das Adsorptionsvermögen z. B. zwischen den Fibrillen und ihrer Hülle für bestimmte Ionen ein verschiedenes ist. In jedem Falle kommt es zur Ausbildung von Potentialunterschieden. Bei der Ionenkonzentrationsverschiebung ist für die Ausbildung eines Reizes nicht der Endzustand der herbeigeführten Umstellung maßgebend, vielmehr ist es die im Gang befindliche Ionenwanderung, die sich als solcher auswirkt[1]).

Abb. 68.

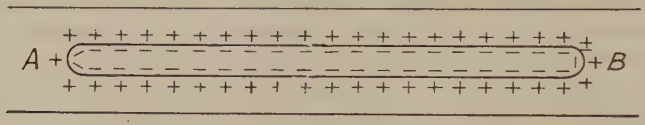
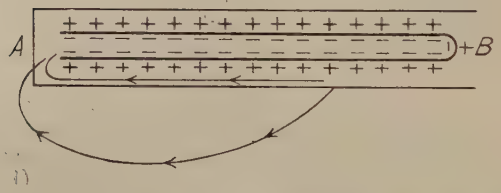


Abb. 69.

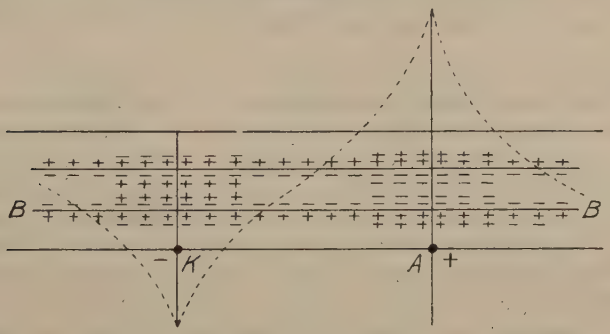


In den Abb. 68—70[2]) sind die sich ausbildenden Verhältnisse nach erfolgter Verletzung (Ruhestrom) und nach Zuführung eines elektrischen Stromes schematisch dargestellt. In Abb. 68 ist die unverletzte Muskel- bzw. Nervenfaser mit elektrischer Doppelschicht dargestellt. Es besteht überall bei gleichartiger Beschaffenheit der Faser das gleiche Potential. Infolgedessen ist sie stromlos. Legt man nun, wie das in Abb. 69 dargestellt ist, einen Querschnitt an (vgl. hierzu S. 171), dann entsteht ein Strom in der Richtung der Pfeile. Wir können von diesem einen Zweigstrom (den Ruhestrom, Längsquerschnittstrom) nach außen ableiten. In Abb. 69 ist die Faser bei *A* durchschnitten gedacht. Abb. 70 zeigt, wie in einer Faser mit elektrischer Doppelschicht, die von einer Membran mit spezifischer Durchlässigkeit umgeben ist — bzw. die an ein Medium mit anderem Lösungsvermögen für bestimmte Ionen oder

änderungen und der Erregungsgröße mathematisch zu fassen. Siehe dazu die Einwände von *J. Bernstein*, Elektrobiologie 146, l. c. S. 171, Zitat [2]). — [1]) Vgl. *U. Ebbecke: Pflügers* Archiv. **211**. 485 (1926). — [2]) Entnommen: *Julius Bernstein*: Elektrobiologie. l. c. S. 171, Zitat [2]).

an ein solches, in dem das Diffusionsvermögen für bestimmte Ionen verschieden von dem in der Faser selbst vorhandenen ist u. s. w., grenzt — durch Zufuhr eines polarisierenden Stromes (Elektroden bei *K* [—] und *A* [+]) die Ionen der Elektrolyte innerhalb und außerhalb der Faser zur „Membran" wandern. Dort treffen sie auf schon vorhandene Ionen. Im Anodenbereich addieren sich die negativ geladenen Ionen des inneren Elektrolyten zu den dort schon anwesenden. Da sie nicht durch die „Membran" hindurchtreten können, erhöhen sie das „Membranpotential" durch Polarisation. Im Kathodenbereich findet ein Zusammentreffen der positiv geladenen Ionen des inneren Elektrolyten mit vorhandenen negativ geladenen statt. Es wird infolgedessen an der Kathode das Membranpotential herabgesetzt. Vom äußeren Elektrolyten wandern im Bereich der Anode seine positiv geladenen Ionen gegen die „Membran". Sie addieren sich, da sie nicht durch diese hindurchtreten können, zu den schon vorhandenen Ionen und erhöhen damit

Abb. 70.



das „Membranpotential". Die negativ geladenen Ionen des äußeren Elektrolyten wandern dagegen im Kathodenbereich zur „Membran" und verbinden sich mit den dort befindlichen positiv geladenen Ionen. Es kommt dadurch zu einer Abnahme des „Membranpotentials". In der Abb. 70 ist das geschilderte Verhalten der Ionen durch + und —-Zeichen schematisch kenntlich gemacht. Wir erkennen aus der ganzen Darstellung, daß der polarisierende Strom im Gewebe (Nerv, Muskel u. s. w.) das „Membranpotential" an der Anode verstärkt und an der Kathode abschwächt. Grad und Ausbreitung dieser Einflüsse sind durch die über der Achse der Faser gezeichnete Kurve wiedergegeben. Vgl. dazu das S. 179 ff. über den Anelektrotonus und Katelektrotonus[1]) Mitgeteilte.

Es kann uns nicht befriedigen, nur in einer allgemeinen Form die der Auslösung des Erregungsvorganges zugrunde liegenden Erscheinungen kennenzulernen. Wir möchten gerne engere Beziehungen zwischen von außen einwirkendem Reiz und dem Geschehen in dem von ihm getroffenen Gewebe knüpfen. In dieser Hinsicht sei auf das S. 125 Dargelegte verwiesen.

[1]) Vgl. zu dieser Darstellung *Julius Bernstein*: Elektrobiologie. l. c. S. 171 Zitat [2]).

Vorlesung 8.

Eigenschaften und Leistungen des peripheren Nervensystems

(Fortsetzung).

Versuche, in das Wesen der den Funktionen der Nerven zugrunde liegenden Vorgänge einzudringen. Der Vorgang der Nervenerregung. Das Geschehen an den Zellgrenzschichten. Änderungen ihrer Durchlässigkeit. Die Bedeutung der Erregungsströme. Der Eigenrhythmus der Nerven. Das Problem der Innervation. Elektrische Fische.

Die in der vorhergehenden Vorlesung wiedergegebene Anschauung, die *J. Bernstein* von dem Zustandekommen des Ruhestromes und des Elektrotonus entwickelt hat, vermag nicht alle Beobachtungen, die an erregten und nichterregten Geweben unter verschiedenen Bedingungen gemacht worden sind, ohne weiteres zu erklären. Es bedurfte weiterer Forscherarbeit, um noch tiefer in die Einzelgeschehnisse einzudringen, die einem Reize folgen. Der weitere Ausbau unserer Kenntnisse der Auslösung der Erregung knüpft an die oben gegebene Vorstellung an, wonach der Erregungsvorgang mit einer Änderung der Ionenkonzentration an Phasengrenzflächen (Membranen) verbunden ist. Es ergab sich nun die Frage, was für Vorgänge sich zwischen den verschiedenen Ionen und jenen Teilchen abspielen, die an der in Frage kommenden Grenzfläche, die der Einfachheit halber als Membran bezeichnet werden kann, Anteil haben. Sie drängte sich in dem Augenblicke auf, als man mehr und mehr erkannt hatte, daß zwischen dem Zustand kolloider Teilchen und den in ihrem Dispersionsmittel vorhandenen gelösten Stoffen und insbesondere den Ionen bestimmte Beziehungen vorhanden sind. Wir haben ihrer früher schon gedacht[1]). Ganz besonders eingehend ist das Verhalten von Eiweißteilchen in Gegenwart bestimmter Ionen u. s. w. studiert worden. Stellt man sich nun vor, daß die erwähnte Ionenverschiebung an Membranen stattfindet, an deren Aufbau Eiweißteilchen beteiligt sind — daneben können auch andersartige Teilchen zugegen sein —, dann zwingen alle unsere Erfahrungen zu der Annahme, daß die an der Kathoden- und Anodenseite erfolgende Ionenkonzentration sich in deren Zustand auswirken muß. Als ein Merkmal der Beeinflussung des Zustandes von kolloiden Teilchen, die an Zellgrenzflächen angesammelt sind, ist die veränderte Durchlässigkeit dieser

[1]) Vgl. Physiologische Chemie II, Vorlesung IX—XII; hier findet sich die einschlägige Literatur; besonders verwiesen sei auf *Rudolf Höber*: Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 6. Aufl. Wilh. Engelmann, Leipzig 1926.

letzteren erkannt worden. Wir stoßen hier auf ein ungemein interessantes Gebiet der gesamten biologischen Forschung! Von allen Seiten sind die gleichen Befunde erhoben worden. So ist beobachtet[1]), daß ruhende Spirogyren (Algenart) tagelang in einer Lösung von Säurefarbstoffen (Zynaol, Fuchsin S) verweilen können, ohne daß in ihre Zellen auch nur Spuren davon eindringen. Die Zellgrenzschicht ist für sie undurchlässig. Wird nun ein Gleichstrom durch die Kammer geschickt, in der die Algen in Wasser schwimmen, und wechselt man dessen Richtung alle 10 Sekunden, dann bemerkt man, daß nunmehr Farbstoff zur Aufnahme gelangt. Das Protoplasma der Zellen wird gefärbt. Werden sie in Wasser übergeführt, nachdem die Farbstofflösung abgewaschen worden ist, dann bemerkt man eine Abgabe des Farbstoffes. Wird jedoch etwas abgewartet, bevor man die Farbstofflösung entfernt, dann kommt es zu einer Rückkehr der Zellgrenzschicht zum Ruhestand, bevor der aufgenommene Farbstoff ausgetreten ist. Es ist dies daran zu erkennen, daß er im Inneren der Zelle verbleibt. Wir haben hier ein besonders lehrreiches Beispiel für die verschiedene Durchlässigkeit einer Zellgrenzschicht, je nachdem die Zelle im erregten oder unerregten Zustand ist, vor uns. Weiterhin konnte an Zellen von Tradescantia festgestellt werden, daß sie unter dem Einfluß des elektrischen Stromes für Gemische von Kochsalz und Kalziumchlorid gut durchlässig werden, während sie diese Salze im unerregten Zustand nur wenig durchtreten lassen. Auch hier ließ sich zeigen, daß nach Abklingen der Erregung die erhöhte Durchlässigkeit zurückgeht[2]). Wird ein Froschschenkel mit einer *Ringer*-Lösung durchspült, in der das Kaliumion durch äquivalente Mengen von Rubidium- oder Caesiumion ersetzt ist, dann zeigt sich, daß nur die gereizte Muskulatur diese Ionen aufnimmt, jedoch nicht die unerregte[3]). Ganz besonders interessiert uns die Beobachtung, daß Muskeln, die mit gerade maximal wirksamen Einzelinduktionsschlägen gereizt werden, eine stark gesteigerte Abgabe von Phosphorsäure aufweisen[4]). Sie beruht auf einer Steigerung der Durchlässigkeit der Muskelfasergrenzschichten. Sie ist auch dann nachweisbar, wenn der Muskel keine Kontraktionserscheinungen zeigt.

Weiterhin fesselt unser Interesse die Feststellung, daß die Polarisierbarkeit von Geweben abnimmt, wenn durch sie ein elektrischer Strom gesandt wird[5]). Auch diese Beobachtung steht mit der erhöhten Ionendurchlässigkeit während der Stromzufuhr in Zusammenhang. Sobald

---

[1]) *Rudolf Höber* u. *M. G. Banus*: *Pflügers* Archiv. **201**. 14 (1923). — *M. G. Banus*: *Pflügers* Archiv. **202**. 184 (1924). — [2]) *M. G. Banus*: *Pflügers* Archiv **202** 184 (1924). — [3]) *Mitchell, Wilson* u. *Stanton*: J. of general physiol. **4**. 141 (1921). — [4]) *Gustav Embden* u. *Erich Adler*: Z. f. physiol. Chemie. **118**. 1 (1922). — Vgl. auch *H. Weiss*: *Pflügers* Archiv. **194**. 152 (1922). — [5]) Die Beobachtung, daß der tierische Organismus dem konstanten Strom einen großen Widerstand entgegensetzt, ist schon alt und insbesondere am Menschen gemacht worden. Vgl. *R. Remak*: Galvanotherapie der Muskel- und Nervenkrankheiten. 1858. — Vgl. auch *H. Munk*: Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Medizin. 24, 505 (1873). — *G. Gärtner*: Wiener med. Jahrb. 519 (1882). — *A. Belouss*: *Pflügers* Archiv. **162**. 507 (1915). — Vgl. insbesondere *W. Einthoven* u. *J. Bijtel*: *Pflügers* Archiv. **198**. 439 (1923). — Ferner *A. Strohl* u. *A. Dognon:* J. de radiol. et d'électrol. **7**. 164 (1923). — *A. Strohl:* C. r. de la soc. de biol. **89**. 900 (1923); J. de physiol. et de path. gén. **22**. 19, 36 (1924). — *A. Strohl* u. *H. Jodka:* C. r. de la soc. de biol. **90**. 1461 (1924); **91**. 183, 360, 1007 (1924); J. de radiol. et d'électrol. **9**. 131 (1925).

diese unterbrochen wird, so zeigt sich wieder der Grad der Polarisation und auch des *Ohm*schen Widerstandes vor stattgehabter Stromzuleitung[1]). Wir erinnern uns in diesem Zusammenhange einer Reaktion, genannt neuro- und psychogalvanische Reaktion[2]), die gleichfalls auf einer Steigerung der Ionendurchlässigkeit und zwar der Haut beruht[3]). Von ganz besonders großer Bedeutung ist die Beobachtung, daß mechanische, thermische und chemische Reize die elektrische Leitfähigkeit der Haut für Gleichstrom ganz erheblich steigern. Es kommt dabei zu einer kurzdauernden Verstärkung des polarisierenden Stromes und damit zur Ausbildung eines Stromstoßes. Auch diese Erscheinung beruht auf einer reversiblen Störung der elektrischen Doppelschicht von Zellgrenzschichten und der damit verknüpften Veränderung ihrer Durchlässigkeit[4]). Wir erkennen in diesem Befunde die Möglichkeit, die äußerlich ganz verschiedenen Reizarten von einem gemeinsamen Gesichtspunkte aus zu betrachten. Sie führen in den Geweben und unter anderem auch im Nerven zu dem gleichen Geschehen, und dieses ist maßgebend für die Auslösung der Erregung.

Die Beobachtung, wonach dann, wenn Geweben ein elektrischer Strom zugeführt wird, die Leitfähigkeit für Gleichstrom gesteigert wird, hat noch eine weitere große Bedeutung. Es ließ sich feststellen, daß dann, wenn während der Zuleitung eines Gleichstromes ein Stromstoß zur Einwirkung gelangt, er eine viel stärkere Wirkung entfaltet als ohne die Durchströmung, vorausgesetzt, daß er die gleiche Richtung aufweist, wie der elektrotonisierende, polarisierende Strom[5]). Besonders eindrucksvoll verläuft ein derartiger Versuch, wenn ein Stromstoß gewählt wird, der für sich allein den Hautwiderstand nicht beeinflußt. Sobald ein ihm gleichgerichteter Gleichstrom zugeführt wird, vermag er den letzteren herabzusetzen. Dieser Befund ist zunächst bei Versuchen an der Haut erhoben worden. Er entspricht ganz und gar den Beobachtungen, die bei Reizung von Nerven gemacht werden. Ein unterschwelliger Stromstoß wird bei diesen wirksam, wenn seine Kathode mit derjenigen eines polarisierenden Stromes zusammenfällt, während er ohne den letzteren wirkungslos bleibt. Wir erkennen in dieser Darstellung ohne weiteres die S. 180 entwickelte Anschauung wieder, wonach im Bereich der Kathode des polarisierenden Stromes erhöhte Erregbarkeit vorhanden ist. Ein Stromstoß, dessen Richtung derjenigen des letzteren entgegengesetzt ist, dessen Kathode also mit der Anode des genannten Stromes zusammenfällt, hat einen entgegengesetzten Erfolg.

Es ist nun die Frage aufgetaucht, weshalb ein Stromstoß, je nach der Richtung des polarisierenden Stromes, bald in seiner Wirkung

---

[1]) Vgl. hierzu *A. Belouss*: *Pflügers* Archiv. **162**. 507 (1915). — *M. Gildemeister*: Elektrotechn. Ztschr. 1919. — *R. Kaufhold*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 189 (1919). — *M. Gildemeister* u. *R. Kaufhold*: *Pflügers* Archiv. **179**. 154 (1920). — Vgl. auch *A. Bethe* u. *Toropoff*: Z. f. physikal. Chemie **88**. 686 (1914); **89**. 597 (1915). — Vgl. ferner Versuche an Pflanzen bei *U. Ebbecke* u. *Hecht*: *Pflügers* Archiv. **199**. 88 (1923). — [2]) Vgl. Physiologie I, S. 428. — [3]) *M. Gildemeister*: *Pflügers* Archiv. **162**. 489 (1915); **200**. 278 (1923). — [4]) *U. Ebbecke*: *Pflügers* Archiv. **190**. 230 (1921); **211**. 511 (1926). — [5]) *U. Ebbecke*: Krogh-Festschrift. Kopenhagen. 10. (1926); *Pflügers* Archiv. **211**. 761 (1926).

verstärkt, bald abgeschwächt wird. Ist er als solcher in jedem Falle physikalisch betrachtet gleichwertig oder nicht? Im ersteren Falle müßten wir uns vorstellen, daß das erregbare Gebilde aus irgendwelchen Gründen mehr oder weniger leicht auf einen Reiz anspricht[1]). Versuche an der Haut und dann auch am Nerven und Muskel, die zur Entscheidung dieser Frage angestellt wurden, ergaben, daß der Reiz beim gleichzeitigen Vorhandensein eines polarisierenden Stromes je nach seiner Richtung eine verschiedene Stärke hat[2]). Die dem polarisierenden Strom gleichgerichteten Stromstöße sind physikalisch stärker, als wenn dieser fehlt oder gar ihm entgegengesetzt gerichtet ist. Dadurch wird verständlich, weshalb ein und derselbe Induktionsstoß einen verschiedenen Erfolg zeitigt. Er kommt je nach den vorhandenen Bedingungen in verschiedenem Ausmaße zur Geltung. Diese Beobachtung läßt die erhöhte Erregbarkeit an der Kathode und die herabgesetzte an der Anode, während der polarisierende Strom zugeleitet wird (vgl. S. 194), in einem anderen Lichte erscheinen. Es ist die verschiedene Reizstärke, die zur Auswirkung kommt[3]).

Es ist in folgerichtiger Weiterentwicklung der S. 188 ff. geschilderten Vorstellungen über das Wesen jener Vorgänge, die zur Erregung führen, gelungen, noch manchen bei Reizung von Geweben und insbesondere von Nerven erhobenen Befund verständlicher zu machen, als es zuvor der Fall war. Zunächst spricht alles dafür, daß es beim Durchfließen eines Stromes durch den Nerven an der Kathode zu einer Auflockerung und an der Anode zu einer Verdichtung der Phasengrenzfläche — Fibrillenoberfläche — kommt. Der erstere Zustand, der je nach der Stärke des Reizes einen verschiedenen Grad aufweist, bedingt eine erhöhte Ionendurchlässigkeit. Die „Membran"-Verdichtung an der Anode erschwert dagegen die Permeabilität[4]). Wir erkennen aus dieser Darstellung, daß der elektrotonische Zustand im Anoden- und Kathodenbereich Verschiedenheiten aufweist. Sie sind mit mancherlei für beide Bereiche charakteristischen Beobachtungen in Zusammenhang gebracht worden. So wissen wir, daß die anelektrotonische Wirkung in der Regel stärker als die katelektrotonische ist. Dieser Befund wird im Sinne einer größeren Polarisierbarkeit an der

---

[1]) In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß ein Reiz, z. B. ein Stromstoß, dadurch eine verschiedene Wirkung erlangen kann, daß durch Einwirkung bestimmter Substanzen das Milieu, auf das er einwirkt, in einen besonderen Zustand versetzt wird. So konnte gezeigt werden, daß sympathische und parasympathische Nervenbahnen und auch markhaltige Nerven nach Einwirkung von bestimmten Stoffen, wie Atropin, Azetylcholin, Adrenalin, Pilokarpin u. s. w., so verändert werden, daß die Erregbarkeit gesteigert oder herabgesetzt ist. Vgl. Versuche an Muskeln: *A. Spycher*: Z. f. Biol. **77**. 199 (1923). — *R. Benteli*: Z. f. Biol. **82**. 311 (1925). — *N. Scheinfinkel*: Z. f. Biol. **84**. 239 (1926). — Versuche an markhaltigen Nerven: *A. Matossi*: Z. f. Biol. **84**. 261 (1926). — *Albert Blum*: Z. f. Biol. **84**. 271 (1926). — Vgl. auch *L. Lorétan*: Z. f. Biol. **84**. 281 (1926). — *J. I. Perichanjanz*: Z. f. Biol. **85**. 289 (1926). — [2]) *U. Ebbecke*: *Pflügers* Archiv. **211**. 761 (1926). — [3]) Vgl. hierzu auch die Ausführungen von *U. Ebbecke* (Z. f. d. ges. experim. Med. **50**. 258 [1926]) über den Einfluß des Zustandes der Haut auf die Bestimmung des Schwellenreizes — [4]) Vgl. *U. Ebbecke*: *Pflügers* Archiv. **190**. 250 (1921); **195**. 300, 324, 555 (1922); **197**. 482 (1923). — Vgl. auch *Laugier*: Inaug.-Diss. Paris 1921. — *Gildemeister*: *Pflügers* Archiv. **195**. 112 (1922).

Anode — im Vergleich zur Kathode — als Folge der Membranverdichtung aufgefaßt[1]). Damit steht auch in Zusammenhang, daß der Anelektrotonus während der Durchleitung eines galvanischen Stromes zu- und der Katelektrotonus abnimmt. An der Anode vermehrt sich mit der Dauer der Stromzufuhr die Verdichtung und an der Kathode die Auflockerung. Besonders lehrreich ist der folgende Versuch. Es wird ein Nerv an einem Ende abgetötet. Nunmehr bringt man eine Elektrode an dieses Ende an und die andere an den unversehrten Nerven und bestimmt bei der Zuleitung eines galvanischen Stromes den *Ohm*schen Widerstand. Befindet sich die Anode im Gebiet des lebenden Nerven, dann wächst er. Er fällt, wenn die Kathode jene Stelle einnimmt. Das tote Gewebe ist nicht mehr polarisierbar. Es kommt somit in beiden Fällen der an der Anode bzw. Kathode sich vollziehende Vorgang rein zur Geltung.

Von den geschilderten Gesichtspunkten aus lassen sich zahlreiche Erscheinungen, die im elektrotonischen Zustand zur Beobachtung kommen, erklären. So erscheint die S. 182 geschilderte Depression an der Kathode als die Folge einer zu weit gehenden Auflockerung und damit einer zu starken Permeabilitätssteigerung, als deren Folge die mangelnde Polarisierbarkeit auftritt. Weiterhin lassen sich mancherlei Nachwirkungen im Gefolge von Reizen auf Grund der entwickelten Vorstellungen über das unterschiedliche Verhalten der Grenzphasen — Membrane — an der Anode und der Kathode ganz gut verstehen. Die Auflockerung an der Kathode und die Verdichtung an der Anode stellen Vorgänge dar, die unter gewöhnlichen Verhältnissen reversibel sind. Es wird innerhalb bestimmter Zeit wieder der Ausgangszustand erreicht. Nur dann, wenn stärkere Reize eingewirkt haben, oder eine lange Reizdauer vorliegt, kann es zu Veränderungen kommen, die mehr Zeit zum Ausgleich brauchen oder aber überhaupt nicht mehr rückgängig gemacht werden können[2]). Der Vorgang der Erreichung des Ausgangszustandes muß sich auch in irgendeiner Weise auswirken. Die Ionenverschiebung gleicht sich aus. Wieder wird jener Zustand erreicht, in dem jede Zellgrenzschicht Sitz einer elektrischen Doppelschicht ist, und zwar infolge ihrer normalen Undurchlässigkeit für die in Frage kommenden Ionen. Es besteht ein ausgeglichener Zustand, d. h. es ist kein Potentialunterschied vorhanden. In dem Augenblicke, in dem die „Membran" durchlässiger wird, kommt es durch sie zur Vereinigung bis dahin getrennter Ionenarten. Die Folge davon ist das Auftreten eines Potentialunterschiedes.

Es reihen sich von der geschilderten Anschauung aus die Phasen: Einsetzen des Erregungszustandes, sich ausbildende Negativität (vgl. S. 126) als Lokalwirkung der Reizkathode und endlich Erregbarkeitsänderung aneinander. Alle diese Erscheinungen stehen in Beziehung zur

[1]) *U. Ebbecke*: *Pflügers* Archiv. **195**. 586 (1922). — [2]) Vgl. hierzu die Darstellung von *U. Ebbecke*: *Pflügers* Archiv. **195**. 555 (1922), und die von ihm an Hand der derzeitigen Auffassung des Erregungsvorganges entwickelten Anschauungen über eine Reihe von »Nachwirkungen«, wie z. B. Negativitätsrückstand, positive Nachschwankung, die von *Wedensky* (*Pflügers* Archiv. **100**. 1 [1903]) geschilderten Erscheinungen geschädigter Nerven: Unerregbarkeit, Erregbarkeitsherabsetzung, Erregbarkeitssteigerung als Merkmale verschiedener Grade der Auflockerung der Membrane u. s. w.

Veränderung des Zustandes von Zellgrenzschichten. Wir können uns nun auch eine Vorstellung über das S. 170 geschilderte Phänomen der Steigerung der wiederholten Einwirkung von nahe der Schwelle liegenden Reizen machen. Die zur Auslösung einer Erregung unzureichende Membranauflockerung bedingt einen labilen Zustand derselben. Folgt ein zweiter, dritter u. s. w. Reiz, solange dieser noch vorherrscht, dann wird jenes Stadium der Permeabilitätserhöhung erreicht, das genügt, um die Erregung auszulösen. Ebenso wird ein Reiz, der einem Schwellen- bzw. überschwelligen Reiz innerhalb gewisser Grenzen folgt, falls er in die noch nicht zum Ausgangszustand zurückgekehrte Membranänderung eingreift, einen größeren Erfolg zeitigen, als wenn er die „Ruhelage" der an den Zellgrenzschichten herrschenden Konstellation aus dem Gleichgewicht zu bringen hat[1]).

Wir erkennen aus den gegebenen Darlegungen den großen Fortschritt, den die gedankliche Durchdringung des Erregungsproblemes in der letzten Zeit gemacht hat. Es kommt fortlaufend der Einfluß der Erweiterung unserer Kenntnisse auf dem Gebiete der Naturwissenschaften zum Ausdruck. Diese sind jedoch nicht die allein Gebenden und die Physiologie die allein Empfangende, vielmehr hat die Beobachtung von Vorgängen in der belebten Natur den exakten Naturwissenschaften von jeher fortwährend Anregungen und Aufgaben gegeben, deren Lösung dann rückwirkend tieferes Eindringen in die Geschehnisse der Natur ermöglichte. Die entwickelten Vorstellungen über jene Vorgänge, die zum Erregungsprozeß führen, bedeuten keinen Abschluß des gesamten mit ihm verknüpften Fragenkomplexes. Jeder Fortschritt in irgendwelchen Erkenntnissen von Lebensvorgängen ruft sofort neue Fragestellungen hervor. Jedes geöffnete Tor, das bis dahin den Einblick in Geschehnisse in Zellen verschloß, läßt uns ein mehr oder weniger großes Stück bis dahin unbekannten Landes erkennen. Zugleich erblicken wir zahlreiche weitere Vorhänge, die unserem Blicke das verbergen, was imstande wäre, alles das, was wir auf Grund der bisherigen Erfahrungen anzunehmen geneigt sind, an Hand der wirklichen Geschehnisse auf seine Richtigkeit zu prüfen. Die Forschung ruht nicht. Sie schreitet weiter, um auch jene, noch so vieles verhüllenden Vorhänge beiseite zu schieben.

Wir haben erkannt, daß der Erregungsvorgang in engster Beziehung zu Veränderungen von Ionenkonzentrationen steht, die sich an Phasengrenzflächen vollziehen. Nun möchten wir gerne deren Natur genauer kennenlernen. Es handelt sich ganz offenbar um die Beeinflussung von im kolloiden Zustand befindlichen Teilchen. Es ist naheliegend, an Eiweißteilchen zu denken. Es bleibt die Frage offen, was wir unter der stattfindenden Zustandsänderung zu verstehen haben. Handelt es sich um eine Veränderung in der Größe der kolloiden Teilchen und damit auch in ihren gesamten Eigenschaften und vor allem auch in ihren Beziehungen zum Dispersionsmittel, d. h. zum Wasser (Quellungsgrad), oder sind auch Änderungen in der Struktur der Proteine beteiligt? Solange wir diese nicht kennen und einstweilen nur vermuten können,

---

[1]) Vgl. zu diesen Vorstellungen *U. Ebbecke*: *Pflügers* Archiv. **203**. 336 (1924); vgl. auch Skand. Arch. **43**. 138 (1923).

daß sie in mancher Hinsicht keine starre ist, vermögen wir diese wichtige Frage nicht zu beantworten. Ferner interessiert es uns, zu erfahren, ob ganz bestimmte Ionen in ihrer Konzentration Veränderungen erfahren. Was bedeutet Auflockerung und Verdichtung? Es ist naheliegend, an Veränderungen in der Konzentration von Na- und Ca-Ionen und vielleicht auch von Mg-Ionen zu denken, wissen wir doch, daß von diesen Ionen aus die Quellung von Eiweißteilchen stark und in ganz bestimmter Richtung beeinflußt wird[1]). Es sei in dieser Hinsicht an die Beobachtung erinnert, daß Magnesiumionen quellend und Kalziumionen entquellend wirken, und ferner die ersteren einen lähmenden Einfluß ausüben, der durch Kalziumionen aufgehoben werden kann. Es ist auch an die Möglichkeit gedacht worden, daß eine Änderung in der Wasserstoffionenkonzentration für die Auslösung der Erregung ausschlaggebend sein könnte[2]). In diesem Zusammenhang ist die folgende Beobachtung von Interesse. Wird ein Teil eines Nerven in eine isotonische KCl-Lösung[3]) eingetaucht, dann verliert dieser nach einiger Zeit seine Erregbarkeit und seine Leitfähigkeit. Wird nun im geeigneten Stadium der Vergiftung die unter dem Einfluß des Alkalisalzes stehende Nervenstrecke mit einem Strom von geeigneter Stärke anodisch polarisiert, so kehren die erwähnten Eigenschaften wieder zurück. Ein Reiz, der eben noch, oberhalb der „blockierten" Strecke angebracht, unwirksam war, zeitigt wieder einen Erfolg. Wird kathodische Polarisation herbeigeführt, dann wird die Blockade verstärkt. Das umgekehrte Verhalten tritt dann ein, wenn z. B. $CaCl_2$ auf eine Nervenstrecke eingewirkt hat. Auch jetzt erfolgt nach einiger Zeit Blockade. Wird nun anodisch polarisiert, so verstärkt sie sich, während kathodische Polarisation sie aufhebt. Diese Beobachtung läßt sich im Sinne der oben erwähnten Wirkungen der beiden Arten von Polarisationen auf Zellgrenzschichten gut verstehen. Ca- und übrigens auch H-Ionen wirken verdichtend auf diese. Die kathodische Polarisation hat auflockernde Wirkung, wodurch die Erregbarkeit wiederhergestellt wird. OH- und Alkaliionen wirken membranlockernd und damit steigernd auf die Durchlässigkeit der Zellgrenzschichten. Die anodische Polarisation festigt die „Membran", d. h. sie wirkt dem Einfluß der genannten Ionen entgegen[4]). Die Blockade durch Alkalisalze beruht offenbar darauf, daß die für den Zustand der Erregung und ihre Fortleitung erforderliche Auflockerung nicht mehr eintritt, weil sie bereits vollendet ist. Im Falle der Einwirkung der Erdalkalichloride verhindert die zu große Dichte der „Membran" den Zustand der Erregung.

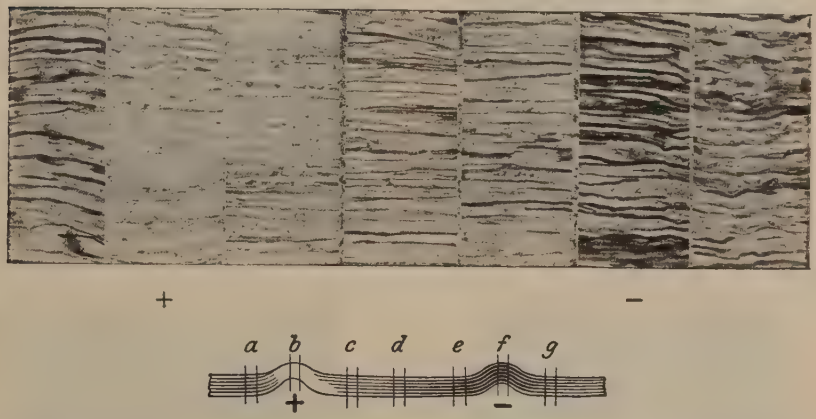
Weiterhin interessiert uns zu erfahren, ob außer Beobachtungen über Ionenkonzentrationsänderungen an Membranmodellen Beweise dafür vorliegen, daß sich z. B. im Nerven beim Hindurchleiten eines elektrischen Stromes im Bereich der Anode und der Kathode ein verschiedenes

---

[1]) Vgl. hierzu Physiologische Chemie II, S. 178. — [2]) Vgl. *A. Bethe*: *Pflügers* Archiv. **163**. 147 (1916). Hier finden sich eingehende Erörterungen über das Problem der Erregungsauslösung und die zugehörige Literatur; *Pflügers* Archiv. **183**. 289. (1920). — Vgl. auch *Elliot Q. Adams*: J. physical chem. **26**. 639 (1922). — [3]) Ähnlich wirken NH_4Cl, CsCl, RbCl. Wasser, Zuckerlösung. — [4]) Vgl. hierzu *Woronzow*: *Pflügers* Archiv. **203**. 300 (1924); **207**. 279 (1925); **210**. 672 (1925); **215** (1927). — *L. L. Vassilieff*: Russ. j. of physiol. 1922 (ref. in Physiol. Abstracts 1923).

Verhalten feststellen läßt. Es ist das große Verdienst von *A. Bethe*[1]), gezeigt zu haben, daß sich die während des Stromdurchganges im Nerven an der Anode und der Kathode ausbildenden Veränderungen zur Darstellung bringen lassen. Er leitete durch einen lebenden Froschnerven einen elektrischen Strom und fixierte dann den Nerven am Ende der Durchströmung mit Alkohol. Wurde er nun mit Toluidinblau gefärbt, dann blieb der Achsenzylinder an der Anode farblos bzw. sehr schwach gefärbt, während im Kathodenbereich eine bedeutend dunklere Färbung auftrat als im extrapolaren Anteil des Nerven. In der intrapolaren Strecke nahm die Färbung von der Anode nach der Kathode allmählich zu. Je stärker der angewandte Strom war, um so näher lag der Indifferenzpunkt der Kathode. Vgl. hierzu Abb. 71[2]). Für die Auf-

Abb. 71.



Normaler Nerv, 10 Minuten durchströmt mit 4 Volt Klemmenspannung. Kochsalztonelektroden. Die schematische Skizze unterhalb des „Polarisationsbildes" zeigt die photographierten Stellen des Schnittes durch den Nerven an.

fassung der geschilderten Beobachtungen ist nun von der größten Bedeutung, daß Ströme, die in lebenden Nerven die erwähnten „Polarisationsbilder" ergeben, diese am toten und auch am narkotisierten Nerven nicht hervorzubringen vermögen, bzw. sie treten abgeschwächt in Erscheinung, wenn die Narkose keine weitgehende ist. Auch eine Vermehrung der K-Ionen in der Umgebung des Nerven bewirkt eine Verminderung der Deutlichkeit jener Bilder, während Ca-Ionen sie verstärken. Es kommt hierin offenbar die auflockernde Fähigkeit der ersteren und die verdichtende der letzteren Ionen zur Geltung.

Es galt nun noch, den Beweis zu erbringen, daß einerseits K- und OH-Ionen und andererseits Ca- und H-Ionen den angenommenen

---

[1]) *A. Bethe*: Allg. Anat. u. Physiologie des Nervensystems. Georg Thieme, Leipzig 1903; *Pflügers* Archiv. **183**. 289 (1920). — Vgl. auch *Seemann*: Z. f. Biol. **51**. 310 (1908). — *A. Bethe*: Z. f. Biol. **52**. 146 (1908). — *Schwartz*: *Pflügers* Archiv. **138**. 487 (1911). — *Schreiter*: *Pflügers* Archiv. **156**. 314 (1914). — [2]) Entnommen *A. Bethe*: *Pflügers* Archiv. **183**. 289 (1920).

Einfluß auf die Substanz des Nerven haben. Es hatte nun schon *R. Höber*[1]) nachgewiesen, daß die verschiedenen Alkalisalze die Struktur des Nerven verschieden beeinflussen. K- und NH_4-Salze bedingen eine

Abb. 72.

Mit isotonischer KCl-Lösung behandelter Nerv.

Abb. 73.

KCl-Nerv nach anodischer Polarisation.

Abb. 74.

Mit isotonischer $CaCl_2$-Lösung behandelter Nerv.

Abb. 75.

$CaCl_2$-Nerv nach kathodischer Polarisation.

starke Schwellung des Achsenzylinders, während Na-Salze ihn schmal lassen. *Höber* schloß aus diesem Befunde bereits, da die letzteren im Gegensatz zu den ersteren die Erregbarkeit des Nerven nicht ver-

[1]) *R. Höber:* Zbl. f. Physiol. **19**. 390 (1905).

nichten, daß Aufhebung der Erregbarkeit und Auflockerung des Achsenzylinders ursächlich zusammenhängen. Weitere in dieser Richtung ausgeführte Versuche[1]) (vgl. hierzu Abb. 72—75[2]) haben nun ergeben, daß die die auflockernde Wirkung der K- und OH-Ionen beseitigende Anodenwirkung des konstanten Stromes mikroskopisch verfolgt werden kann. Das gleiche ist mit der Aufhebung der verdichtenden Wirkung von Ca- und H-Ionen durch dessen Kathodenwirkung der Fall. Von diesen Beobachtungen aus läßt sich die Frage nach der Natur der Stromwirkung auf das histologische Bild des Nerven schärfer fassen. Der Umstand, daß OH-Ionen lockernd und H-Ionen verdichtend auf den Achsenzylinder einwirken und in beiden Fällen der erzeugte Zustand entsprechend den Wirkungen von K- und Ca-Ionen Unerregbarkeit zur Folge hat, und endlich kathodische Polarisation bei Einwirkung der H- und Ca-Ionen die Erregbarkeit wieder herstellt, während die anodische die Wirkung der K- und OH-Ionen aufhebt, ergibt die Möglichkeit, das Wesen des Elektrotonus genauer zu erfassen. Es spricht manches dafür, daß der Zustand des Katelektrotonus auf einer Zunahme der OH-Ionenkonzentration an der Außenfläche der Achsenzylindergrenzschicht und diejenige des Anelektrotonus auf einer solchen der H-Ionenkonzentration beruht[3]). Weitere Forschungen müssen klarstellen, ob diese Auffassung vom Wesen des Elektrotonus umfassend genug ist, um allen Erscheinungen gerecht zu werden. Bemerkt sei nur, daß die Annahme von nur einer Grenzschicht ohne Zweifel der Wirklichkeit nicht entspricht. Es liegen die Verhältnisse ohne Zweifel verwickelter. Es bedeutet jedoch einen großen Fortschritt, daß es geglückt ist, Befunde, die bis vor kurzem ohne inneren Zusammenhang mit einem bestimmten Geschehen im erregbaren Gebilde zur Darstellung kommen mußten, nunmehr mitten in ein solches hineinzustellen und in gewissem Sinne aus ihrer Passivität in eine weitere Gebiete befruchtende Aktivität überzuführen; eröffnet sich doch nunmehr ein Weg, der in besonders anschaulicher Weise Einblicke in physikalisch-chemisches Geschehen in Zellen und Zellverbänden ermöglicht.

Über die Erkenntnis, daß der Elektrotonus auf das engste mit Zustandsänderungen und Konzentrationsverschiebungen im Gebiete bestimmter Ionen verknüpft ist, dürfen wir die übrigen den erregten Zustand begleitenden Erscheinungen nicht vernachlässigen. Wir haben nun schon S. 121 ff. des Umstandes gedacht, daß im Zustand der Erregung der Stoffwechsel und damit auch der Energiewechsel gesteigert ist. Leider verfügen wir über keine so feinen Methoden, daß wir entscheiden könnten, in welchem Stadium des ganzen Erregungsvorganges der erhöhte Stoffwechsel einsetzt. Gewiß hängt auch er mit den ganzen Umgestaltungen in den Wechselbeziehungen von Ionen und kolloiden Teilchen zusammen. Jedes gestörte Gleichgewicht veranlaßt Änderungen

[1]) *Erich Markuth: Pflügers* Archiv. **214**. 612 (1926). — [2]) Entnommen *Erich Markuth:* l. c. — [3]) Vgl. hierzu *Erich Markuth:* l. c. — Vgl. auch über Strukturänderungen im Nerven bei Alkali- bzw. Erdalkaliionwirkung bei verschiedener p_H-Konzentration bei *G. Ettisch* u. *J. Jochims: Pflügers* Archiv. **215**. 519 (1927).

in anderen Gleichgewichten. Veränderungen im Gebiete von kolloiden Teilchen und auch Verschiebungen von Ionengleichgewichten können Fermentvorgänge in Gang bringen und so den Anstoß für ein bestimmtes Stoffwechselgeschehen abgeben.

Wir wollen hier gleich einfügen, daß die Erkenntnis, wonach der Erregungsvorgang auf das engste mit Änderungen in der Beschaffenheit von Phasengrenzschichten und der dadurch bedingten veränderten Permeabilität verknüpft ist, eine ganze Reihe weiterer Beobachtungen aus dem Bereich möglicher Erklärungen entrückt hat. Es gilt dies in erster Linie von der Frage nach dem Wesen der Narkose. Es steht fest, daß narkotisch wirkende Mittel Einfluß auf die Durchlässigkeit von Zellgrenzschichten besitzen[1]). Bei geringer Konzentration von solchen erfolgt eine reversible Verminderung der Permeabilität, während größere Dosen zu einer irreversiblen Steigerung derselben führen. Im letzteren Fall zeigen sich bleibende toxische Wirkungen. Das betroffene Gewebe verfällt dem Absterbeprozeß. Uns interessiert hier nur die reversible narkotische Wirkung. Wir bemerken nun, daß narkotisch wirkende Mittel, wenn man ihren Einfluß auf die Erregbarkeit, ausgehend von ganz kleinen Mengen, studiert, zunächst erregbarkeitssteigernd wirken. Es folgt dann bei steigender Konzentration die Verminderung und schließlich Aufhebung der Erregbarkeit. Mit der letzteren ist, was sich von selbst versteht, weil ja Erregung und Erregungsstrom auf das innigste zusammenhängen, der letztere aufgehoben[2]). Wir kennen zum Studium der Einwirkung von narkotisch wirkenden Mitteln auf Gewebe kein feineres Mittel als die Feststellung des Verhaltens der Erregbarkeit an Hand der Prüfung des Erregungsstromes. Auch der Ruhestrom wird durch die Narkose beeinflußt[3]) und schließlich ausgeschaltet. Es sei in dieser Hinsicht auch auf das oben erwähnte Verhalten der Polarisationsbilder des durchströmten narkotisierten Nerven erinnert. Auch sie lassen erkennen, daß Vorgänge, die mit der Polarisation zusammenhängen, während der Narkose ausbleiben. Stellt man sich vor, daß die narkotisch wirkenden Mittel mit

---

[1]) Vgl. dazu Physiologische Chemie II. Vorlesung XII. Hier findet sich die einschlägige Literatur. — Vgl. vor allem *Hans Winterstein*: Die Narkose. 2. Aufl. Julius Springer, Berlin 1926. — Vgl. u. a. *Traube*: Biochem. Z. **10**. 371 (1908). — *O. Warburg*: Z. f. physiol. Chemie. **66**. 305 (1910); **69**. 452 (1910); **70**. 413. (1910); **71**. 479 (1911). — *W. W. Lepeschkin*: Ber. d. botan. Gesellsch. **29**. 349 (1911). — *Jacques Loeb*: Biochem. Z. **47**. 127 (1912). — *Osterhout*: Science. **37**. 111 (1913); J. of general physiol. **1**. 299 (1919). — *Arrhenius* u. *Bubanovic*: Meddel. k. vetensk. akad. Nobelinstitut. **2**. Nr. 32 (1913). — *R. S. Lilie*: Americ. j. of physiol. **30**. 1 (1912); **31**. 255 (1913). — *A. Joel*: *Pflügers* Archiv. **161**. 5 (1915). — *McClendon*: Americ. j. of physiol. **38**. 173 (1915). — *R. Höber*: Deutsche med. Wochensch. **41**. 273 (1915). — *Hans Winterstein*: Biochem. Z. **75**. 48, 71 (1916). — *Siebeck*: Arch. f. experim. Path. u. Pharm. **95**. 93 (1922). — *Kochmann*: Biochem. Z. **136**. 49 (1923). — Vgl. auch Beobachtungen über den Einfluß von Narkotika auf die Haut und die muskulöse Bauchwand des Frosches bei *Osterhout*: J. of general physiol. **1**. 409 (1919). — *Gildemeister*: Berichte über die gesamte Physiol. **2**. 182 (1920). — *U. Ebbecke*: *Pflügers* Archiv. **190**. 230 (1921). — Vgl. ferner zu dem ganzen Probleme *Broemser*: Z. f. Biol. **74**. 49 (1921). — [2]) Vgl. hierzu *W. Engelmann*: *Pflügers* Archiv. **5**. 498 (1872); **6**. 97 (1872). — *W. Biedermann*: Elektrophysiologie. G. Fischer, Jena 1895. — *S. Baglioni*: Arch. di fisiol. **4**. 1 (1906). — *N. H. Alcock*: Proceed. royal soc., London. **77** (B). 267 (1906); **78** (B). 159 (1906). — [3]) Vgl. hierzu *H. Voelkel*: *Pflügers* Archiv. **191**. 200 (1921).

jenen Teilchen, die am Aufbau der Phasengrenzschichten beteiligt sind, Beziehungen eingehen — z. B. in Form einer Adsorption —, dann kann man sich leicht vorstellen, daß ein ausgeübter Reiz nicht zum Erregungsvorgang führt. Er greift an einem veränderten System an. Die durch das Narkotikum beeinflußten kolloiden Teilchen antworten nicht mit erhöhter Durchlässigkeit. Erst wenn der normale Zustand wiederhergestellt ist, gelingt es, die Erregung einzuleiten. Während es möglich ist, sich ein Bild vom Ausbleiben der Erregung innerhalb der reversiblen Phase der Narkose, während der die Erregbarkeit herabgesetzt bis aufgehoben ist, zu machen, so bereitet einstweilen die erhöhte Erregbarkeit beim Beginn der Narkose bzw. bei der Einwirkung von geringen Konzentrationen von narkotisch wirkenden Stoffen Schwierigkeiten. Es sei nicht verschwiegen, daß nicht alle vorliegenden Beobachtungen über den Einfluß von narkotisch wirkenden Mitteln im gleichen Sinne sprechen. Neben einer reversiblen Erniedrigung der Permeabilität ist auch eine umkehrbare Erhöhung festgestellt worden[1]). Es ist denkbar, daß die narkotisch wirkenden Mittel auf die einzelnen Zellgrenzschichten verschieden einwirken. Es ist gewiß nicht berechtigt, in der gesamten Organismenwelt solche mit genau gleichen Eigenschaften anzunehmen! Es könnte sein, daß neben Zellgrenzschichten, deren Permeabilität herabgesetzt ist, solche vorhanden sind, bei denen diese gesteigert wird. Es ist auch fraglich, ob die vermehrte Abgabe von Stoffen im Zustand der Narkose ohne weiteres im Sinne einer Permeabilitätssteigerung gedeutet werden darf. Man könnte z. B. an die Möglichkeit der Adsorption eines Stoffes an irgendwelche kolloiden Teilchen denken, die aufgehoben wird, weil die Eigenschaften der ihn enthaltenden Oberflächenschichten durch Adsorption des narkotisch wirkenden Stoffes verändert worden sind. Erwähnt sei auch noch, daß ohne Zweifel die Narkotika nicht nur dadurch wirksam werden, daß sie die Beschaffenheit von Zellgrenzschichten ändern, vielmehr werden weitere Zellinhaltsstoffe tiefgehend beeinflußt. Vor allem sind die ganzen Fermentapparate in Mitleidenschaft gezogen, ist doch die Wirkung der einzelnen Fermente weitgehend an die vorhandenen Bedingungen geknüpft.

Wir kommen nun noch zu der wichtigen Frage, welche Bedeutung dem Erregungsstrom zukommt. Spielt er in der Kette der die Erregung begleitenden Vorgänge keine weitere Rolle? Ist er nichts weiter als der Ausdruck sich einstellender Potentialunterschiede, oder vermittelt er bestimmtes Geschehen? Es ist frühzeitg vermutet worden[2]), daß durch das Auftreten der Erregungsströme die Fortpflanzung des erregten Zustandes bedingt sein könnte. Diese Vorstellung hat immer bestimmtere Gestalt angenommen[3]). Es besteht jetzt kaum mehr ein Zweifel darüber, daß die Erregungsstromstöße es sind, die als Reiz wirken und so eine unerregte Stelle des Nerven bzw. allgemeiner der Gewebe

[1]) Vgl. hierzu z. B. *Joel*: *Pflügers* Archiv. **161**. 5 (1915). — *H. Lange* u. *B. W. Müller*: Klin. Wochenschr. **1**. 23 (1922). — [2]) *L. Hermann*: Handbuch der Physiologie. **2**. 194 (1879). — [3]) Vgl. *M. Cremer* im Handbuch der Physiologie. **4**. 929 ff. (1908). — *R. S. Lillie*: Physiol. review. **2**. 1 (1922). — *U. Ebbecke*: *Pflügers* Archiv. **211**. 786 (1926).

nach der anderen in den Zustand der Erregung überführen. Sie vollziehen sich nach Art einer explosionsartigen, rasch sich wieder ausgleichenden Entladung. Ihr folgt das S. 137 erwähnte Refraktärstadium. Die mit der Entladung einhergehende maximale Negativität hat einen Potentialunterschied zwischen jener Stelle, an der jene stattgefunden hat, und ihrer Nachbarschaft zur Folge. Sie macht sich in Form von lokalen Strömchen geltend. Sie sind es, die für die benachbarte Stelle den Reiz ausmachen. Nun vollzieht sich an dieser der gleiche Vorgang in der gleichen Reihenfolge, wie eben geschildert, und so läuft die Erregung nach Art einer Welle — rein bildlich aufgefaßt — über den Nerven dahin[1]). Gegen diese Annahme könnte man Bedenken der folgenden Art erheben. Wir haben S. 176 mitgeteilt, daß es gelungen sei, durch Erregungsströme einen Reiz auf andere Gewebe, z. B. einen Nerven, auszuüben. Weiterhin haben wir seinerzeit bekanntgegeben, daß sich die Erregungsströme des Herzens weit ausbreiten, so daß man sie von peripheren Stellen des Körpers aus abnehmen kann[2]). Weshalb kommt es nun nicht auch innerhalb des Organismus, wenn sich irgendwo ein Erregungsvorgang vollzieht und damit Erregungsströme zur Ausbildung kommen, zur Auslösung von Erregungen in verschiedenen Geweben und vor allem auch in Nerven[3])? Es beruht dies offenbar darauf, daß die entstehenden Erregungsströme zu schwach sind[4]). Die einzelnen Stromstöße sind wohl an Ort und Stelle ihrer Bildung wirksam, sie büßen jedoch bei der Ausbreitung an Intensität ein. Es sind Widerstände zu überwinden. Diese wirken im Sinne einer Isolierung. Unter besonderen Umständen können jedoch ohne Zweifel im Organismus entstehende Ströme zur Geltung kommen. Nach Durchschneidung von Nerven stellen sich an dem mit ihm verbundenen Erfolgsorgan Erregungen ein, die offenbar ihre Entstehung dem auftretenden Ruhestrom verdanken. Das gleiche gilt für Erregungserscheinungen, die Degenerationen innerhalb mancher Gebiete des Zentralnervensystems folgen. Vielleicht bewirken auch Erregungsströme in besonderen Fällen eine Miterregung entfernter liegender Gewebsgebiete. So ist daran gedacht worden, daß sog. ausstrahlende Empfindungen, z. B. Schmerzen, auf einer solchen beruhen könnten.

Von dem Gesichtspunkte aus, daß dann, wenn an die bestehende elektrische Doppelschicht von Zellgrenzschichten Ionen weg- und zugleich herangeführt werden, und ihr Ionengehalt dadurch auf der einen Seite vermindert und auf der anderen vermehrt wird, Potentialunterschiede auftreten, die den Erregungsstrom bedingen, und dieser nun als wirksamer Stromstoß die Fortleitung der Erregung unterhält, gewinnen alle Versuche über Anwendung elektrischer Stromstöße, die von außen zugeführt werden, eine ganz besondere Bedeutung. Wir

---

[1]) *U. Ebbecke*: *Pflügers* Archiv. **203**. 347 ff. (1924). — [2]) Vgl. über die von den Erregungsströmen erzeugte Energie *A. V. Hill:* Proceed. of the royal soc. **92** (B). 178 (1921). — [3]) Sehr interessant ist auch die Beobachtung, daß es nicht gelingt, bei willkürlicher Kontraktion von Muskeln von diesen aus einen sekundären Tetanus (vgl. S. 176) hervorzurufen. Vgl. hierzu die Diskussion zwischen *Lapicque* u. *Athanasiu*: *I. Athanasiu:* C. r. de la soc. de biol. **87**. 1356 (1922); **88**. 39, 78, 169 (1923). — *L. Lapicque:* Ebenda. **88**. 35 (1923). — *Miguel Ozorio de Almeida:* C. r. de la soc. de biol. **89**. 976, 978 (1923). — [4]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 10.

erkennen in ihnen Reize, die den adäquaten sehr nahe stehen bzw. mit ihnen identisch sind. Damit ist insofern kein Gegensatz zu den übrigen wirksamen Reizen, wie zu den mechanischen, thermischen, chemischen, physikalisch-chemischen, hergestellt, als auch diese ihre Wirksamkeit einer Störung jener elektrischen Doppelschicht an Zellgrenzschichten verdanken. Auch sie verursachen das Auftreten von Potentialunterschieden, und damit ist das gleiche Geschehen eingeleitet, das den ganzen Erregungsvorgang beherrscht.

Die genaue Analyse des Erregungsstromes hat ergeben, daß er nicht einheitlicher Natur ist. Es sind neben den Hauptwellen sekundäre Wellen festgestellt worden[1]). Ihr Auftreten hängt vielleicht damit zusammen, daß die einzelnen Nervenfasern nicht die gleiche Leitungsgeschwindigkeit und Erregbarkeit aufweisen. Es ist ferner auch möglich, daß die mit dem Erregungsvorgang einhergehenden Stoffwechselvorgänge nebst dem mit ihnen verknüpften energetischen Geschehen Quelle weiterer Potentialunterschiede sind.

Überblickt man alles das, was wir über die alles Leben beherrschende Abrollung von unerregtem und erregtem Zustand wissen, dann gelangen wir zu einem Bild, dessen Einzelheiten uns immer vertrauter anmuten, je mehr wir es verstehen, ähnlichen Vorgängen in der unbelebten Natur zu folgen. Man könnte beim jetzigen Stand der ganzen Forschung versucht sein, an Stelle der zahlreichen Einzelbeobachtungen und der Berücksichtigung früherer Anschauungen in aller Kürze den jetzigen Vorstellungskreis darzulegen. Getreu unserer sonstigen Darstellungsart, nämlich zunächst die wichtigsten Befunde kennenzulernen, die als unverrückbare Pfeiler dastehen und wohl im Laufe der Zeit verschieden gedeutet, jedoch als solche nicht veränderbar sind, und an ihrer Hand Erklärungsversuche zu erproben, erscheint es uns auch auf diesem so wichtigen Anteil der gesamten Physiologie geboten, das Tatsächliche und die daran sich anschließenden Theorien gesondert zu behandeln. Wir dürfen keinen Augenblick aus den Augen verlieren, daß wir mit der Stellung der Frage nach der Auslösung von Erregungen und deren Wesen ein Problem von allgemeinster Bedeutung berühren. Wir haben ja bei den Sinnesorganen fortgesetzt von Reizen gesprochen. Wir lernten unwirksame und wirksame kennen. Diese letzteren unterschieden wir nach ihrer Wirkung als Schwellenreize und überschwellige Reize. In jedem Einzelfalle handelt es sich um die Auslösung einer Erregung. Sie setzt im Sinnesepithel ein. Dann folgt ihre Fortleitung und Überleitung auf das Erfolgssystem, sei dieses nun ein Muskel, eine Drüsenzelle oder ein sog. Nervenzentrum. Nun wissen wir ferner, daß ohne unser Zutun unausgesetzt Erregungsvorgänge zur Auslösung kommen und sich auswirken. Es sei an die ungezählten Reflexvorgänge erinnert, die Kreislauf und Atmung regulieren, die die ganz Verdauungstätigkeit beherrschen, die beim Gehen und Stehen in Wirksamkeit sind, u. s. w. Fortwährend schwingt das Zellgeschehen zwischen unerregtem und erregtem Zustand hin und her. Überdenken wir alles das, dann verstehen wir, weshalb das Ringen um Erkenntnis auf diesem

[1]) Vgl. *J. Erlanger* u. *H. S. Gasser:* Americ. j. of physiol. **70**. 624 (1924). — *J. Erlanger, G. H. Bishop* u. *H. S. Gasser:* Ebenda. **78**. 537, 574 (1926). — Vgl. auch *L. Lapicque, H. S. Gasser* u. *A. Desville:* C. r. de la soc. de biol. **92**. 9 (1925).

Gebiete von jeher das Interesse der gesamten Biologen in besonders hohem Maße gefesselt hat und auch in alle Zukunft hinein fesseln wird.

Wir dürfen über der Freude, dank den Fortschritten der Wissenschaft einen Vorgang von so hoher Bedeutung in vielen Zügen so darstellen zu können, daß die zahlreichen Einzelbeobachtungen sich in weitem Ausmaße ungezwungen in einen bestimmten Vorstellungskreis einordnen lassen, nicht außer acht lassen, daß die ganze Forschung noch keineswegs abgeschlossen ist. Es handelt sich ferner um Anschauungen, die zwar durch Versuche an Modellen in weitgehendem Maße gestützt sind[1]). Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß neue Erkenntnis im Naturgeschehen an dieser oder jener Stelle modifizierend und vielleicht auch tiefergehend ändernd in die gegebene Darstellung der Auslösung der Erregung und ihres Wesens eingreifen wird. Haben wir klar erkannt, wo die Grenzen unserer jetzigen Erkenntnis liegen, dann bedeutet jeder neue mit Erfolg durchgeführte Vorstoß in noch unbekanntes Forschungsland in seinen Auswirkungen einen Ansporn, das neue Wissen nach allen Richtungen zu verwenden. In keinem Falle werden wir entmutigt sein, weil diese oder jene uns lieb gewordene „plausible" Vorstellung aufgegeben werden muß.

Wir müssen uns immer vor Augen halten, wie unendlich schwierig selbst die Aufklärung von solchem Geschehen im Organismus ist, das — wenigstens scheinbar — leichter mit den uns zur Verfügung stehenden Forschungsmethoden anzugehen ist. Betrachten wir z. B. den Abbau von Kohlenhydraten im Organismus. Wir können den ganzen Vorgang an Hand des Gasstoffwechsels und des Energiewechsels quantitativ verfolgen. Weiterhin vermögen wir den Zucker außerhalb des Organismus in mannigfaltiger Weise abzubauen. Wir können den Abbau unter Bedingungen vollziehen, wie wir sie in den Geweben vermuten. und dennoch müssen wir immer wieder feststellen, daß unser Vorstellungskreis an dieser oder jener Stelle den tatsächlichen Verhältnissen nicht entspricht. Diese Erfahrungen machen uns vorsichtig. Sie bestimmen uns, jedem Befunde unsere ganze Aufmerksamkeit zuzuwenden, der nicht in vollem Einklang mit den herrschenden Anschauungen steht. Jede derartige Beobachtung birgt in sich den Keim großer Fortschritte und neuer Erkenntnis.

Erwähnt sei noch, daß wir uns nicht nur deshalb eingehender mit jenen Erscheinungen befaßt haben, die auftreten, wenn wir dem Organismus oder einem einzelnen Gewebe bzw. einem bestimmten System. z. B. dem Nerven, einen konstanten Strom zuführen und dann Reize einwirken lassen, weil gerade diese Forschungsmethode besonders wertvolle Ergebnisse gezeitigt hat und uns kennen lehrte, daß die am Nerven gemachten Beobachtungen über elektrotonische Zustände z. B. auch an Hautzellen feststellbar sind, vielmehr bedürfen wir ihrer Kenntnis, weil der elektrische Strom in verschiedener Form zu diagnostischen und therapeutischen Zwecken Verwendung findet.

---

[1]) Es sei in dieser Hinsicht insbesondere auf den erfolgreichen Versuch von *U. Ebbecke* (*Pflügers* Archiv. **211**. 485 [1926]) verwiesen, die elektrischen Reizgesetze am Modell der Polarisationszelle zu erläutern.

Das Studium jener Erscheinungen, die eintreten, wenn Nerven künstlich gereizt werden, hat noch zu weiteren Befunden von allergrößter Bedeutung geführt. Es galt lange Zeit als eine besondere Eigenschaft der Ganglienzellen, auf ihnen zugeführte Reize mit einem Eigenrhythmus antworten zu können. Diese Annahme hatte einen tiefen Einfluß auf die Auffassung des Geschehens in Nervenzentren auf Reizzuleitung von der Peripherie aus und umgekehrt auch in Erfolgssystemen der Peripherie, insbesondere in Muskeln. Die Nervenbahnen sollten lediglich Erregungen leiten, ohne selbst Einfluß auf deren Gestaltung zu haben. Es sei vorausgeschickt, daß die von uns ausgeführten Muskelkontraktionen Dauerverkürzungen (Tetani) entsprechen. Es steht ferner fest, daß zu ihrem Zustandekommen eine Häufung von Erregungen erforderlich ist. Wir kommen auf diesen wichtigen Befund noch zurück. Zur Aufklärung des unter natürlichen Bedingungen eingeleiteten und ablaufenden Erregungsvorganges erwies sich das Studium des Verhaltens der Erregungsströme von größter Bedeutung. Es zeigte sich, daß bei ganz verschiedenartigen Reizen — mechanischen, elektrischen u. s. w. Einwirkungen — im Muskel periodische Erregungsvorgänge in Erscheinung treten[1]). Ja es kann sogar unter Umständen ein einzelner Induktionsschlag im Muskel den ihm eigenen Rhythmus im Ablauf des Kontraktionsvorganges zur Auslösung bringen[2]). Dieser läßt sich durch Änderung bestimmter Bedingungen, wie Abänderung der Temperatur u. s. w., beeinflussen[3]).

Uns interessiert hier ganz besonders das Verhalten des Nerven und des Muskels bei der Einwirkung des konstanten Stromes. Wir haben S. 153 mitgeteilt, daß innerhalb gewisser Stromdichten keine Erscheinungen an Muskeln zu beobachten sind, wenn diese keine größeren Schwankungen aufweisen. Wir bemerkten, daß dagegen bei Durchströmung sensibler Nerven mit konstanten Strömen Empfindungen auftreten. Bei Anwendung von etwas größeren Stromstärken beobachtet man nun auch am Muskel eine Reaktion, und zwar einen Tetanus (vgl. auch S. 154). Wird über dem Verlauf eines Nervenastes die Kathode eines konstanten Stromes aufgesetzt, dann bemerkt man schon bei mäßiger Stromstärke eine Empfindung, die durch ihr rhythmisches Intermittieren ausgezeichnet ist: Kribbeln, Surren, Vibrieren[4]). Sie ist im Anfang der Stromdurchleitung am stärksten, um dann mehr und mehr abzuklingen. Dem sog. Nervenschwirren ist nun auf dem motorischen Gebiete der Tetanus an die Seite zu stellen. In beiden Fällen handelt es sich um eine Fortdauer des Erregungsvorganges von der Kathode aus, d. h. die in ihrem Gebiete einsetzende Membranauflockerung findet

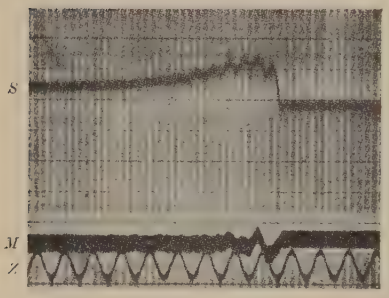
---

[1]) Vgl. *S. Garten*: Abhandl. d. math.-physikal. Kl. der sächs. Gesellsch. d. Wissensch. **26**. Mai 1901. — *F. Buchanan*: J. of. physiol. **27**. 95 (1901); Quart. j. of experim. physiol. **1**. Nr. 3 (1908). — Vgl. auch *M. v. Frey:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 43 (1883). — *C. Eckhard*: *Eckhards* Beitr. z. Anat. u. Physiol. **12**. 221 (1888). — *Wedenski*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 313 (1883); Arch. de physiol. 58 (1891). — *J. Burdon* u. *Sanderson*: J. of physiol. **18**. Proceed. XXXVII (1895). — [2]) *Buchanan*: Quarterly j. of experim. physiol. **1**. Nr. 3 (1908). — *A. Durig*: *Pflügers* Archiv. **97**. 457 (1903). — *Th. v. Brücke*: *Pflügers* Archiv. **124**. 215 (1900). — [3]) *Dittler* u. *Tichomirow*: *Pflügers* Archiv. **125**. 111 (1908). — *Dittler* u. *Oinuma: Pflügers* Archiv. **139**. 279 (1911). — [4]) *U. Ebbecke: Pflügers* Archiv. **197**. 482 (1923).

nicht mit dem Schließungsreiz des konstanten Stromes ihr Ende, vielmehr vollziehen sich weiterhin an Zellgrenzschichten Vorgänge, die die Negativität jener Stelle aufrecht erhalten.

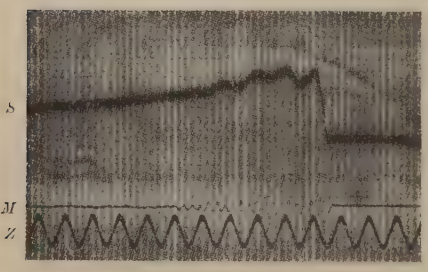
Zunächst zeigen diese Beobachtungen, daß sensible und motorische Nerven sich dem konstanten Strom gegenüber nicht prinzipiell verschieden verhalten. Die ersteren sprechen nur leichter an als die letzteren. Es kommt auch beim Menschen bei ausreichend großen Stromdichten, während der konstante Strom geschlossen ist, zum Auftreten eines Schließungstetanus. Er verkündet rhythmische Vorgänge. Am eindeutigsten läßt sich das Vorhandensein von solchen im Nerven und Muskel und in erregbaren Gebilden überhaupt mittels des Nachweises von Erregungsströmen feststellen[1]). Vgl. hierzu Abb. 76 u. 77[2]). Es handelt sich in beiden dargestellten Fällen um Reizung eines Nerven mittels eines konstanten Stromes. Die auftretenden Erregungsströme wurden mittels eines Saitengalvanometers nachgewiesen. Die Kurve *S* gibt die Saitenbewegung wieder. Die Hebung der Linie bedeutet eine Abnahme des Längsquerschnittstromes des Nerven. Die Kurve *Z* gibt die Zeit in 4 σ wieder. Die Linie *M* läßt den Reizmoment erkennen (Zacke!). Die Kurven sind von rechts nach links zu lesen. Eine zentrale Auslösung der erwähnten rhythmischen Erscheinungen kommt bei der ganzen Versuchsanordnung nicht in Frage. Es ist der Eigenrhythmus des Nerven, der sich geltend macht[3]). Mit dieser Feststellung ergeben sich wichtige Ausblicke[4]). Wir erinnern uns, daß wir insbesondere beim Sehvorgang von oszillierenden Erregungsvorgängen sprachen und das Problem erörterten, ob nicht jede Strahlenart einen bestimmten

Abb. 76.



N. ischiadicus vom Kaninchen.
Reizung mit einem konstanten Strom.
Temperatur 35°.

Abb. 77.



N. ischiadicus einer Katze.
Reizung durch Schließung eines konstanten Stromes. Temperatur 35·5°.

[1]) Vgl. hierzu *M. v. Frey:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 43 (1883). — [2]) Entnommen *S. Garten*: Z. f. Biol. 52. Tafel XIII und XIV. 1909. — [3]) Vgl. hierzu *M. v. Frey:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 55 (1883). — Vgl. dazu die interessante Stellungnahme von *Friedr. Martius* (Arch. f. [Anat. u.] Physiol. 593 [1883]). — Vgl. ferner *N. Wedensky*: Trav. de la soc. des naturalistes de St. Pétersbourg **30**. 76 (1899). — *J. S. Beritoff*: Z. f. Biol. **62**. 125 (1913). — [4]) Auf Grund der Beobachtung, daß bei Amphibien auch dann noch koordinierte Bewegungen möglich sind, wenn die normale Zuteilung von Nervenbahnen zu bestimmten Muskeln abgeändert ist, ist geschlossen worden, daß die Qualität des Erregungsvorganges für das Ansprechen des Erfolgsorganes maßgebend ist. Vgl. hierzu

Rhythmus bedingt[1]). Man könnte daran denken, daß die einzelnen Sinneszellen der Netzhaut und die ihnen angeschlossenen Nervenfasern einen bestimmten Eigenrhythmus aufweisen, der dann mitklingt, wenn ein entsprechender Reiz einwirkt[2]). Vermöchten wir das Wesen des Eigenrhythmus aufzuklären, dann könnten wir ohne Zweifel viel tiefer in das Wesen des Empfindungsvorganges eindringen, als es zur Zeit der Fall ist. Während die frühere Annahme, wonach zugeleitete Erregungen erst innerhalb von Ganglienzellen in einen bestimmten, für jede Nervenzellenart charakteristischen Eigenrhythmus übergeführt werden sollen, nur wenig Hoffnung eröffnet, Reiz und Empfindung in nähere Beziehung zu bringen, vermag der Befund eines Eigenrhythmus der Nerven eine Brücke zu schlagen. Sie ist freilich zur Zeit nur in ihren Umrissen zu erkennen! Um Mißverständnissen vorzubeugen, sei ausdrücklich hervorgehoben, daß der Eigenrhythmus der Ganglienzellen selbstverständlich auch zur Auswirkung kommt und bestimmend für Empfindungsvorgänge und auch für peripheres Geschehen sein kann. Es besteht jedoch daneben auch die Möglichkeit, daß von Zentren ausgesandte Dauererregungen durch den Eigenrhythmus der Nerven in zahlreiche Einzelreize zerlegt werden, worauf dann die zugehörigen Erfolgssysteme (Drüsenzellen, Muskelzellen) mit ihrem Eigenrhythmus antworten. Wir erkennen auch hier wieder eine Eigenschaft, die offenbar jedem protoplasmatischen Gebilde eigen ist, nämlich die Fähigkeit, rhythmisches Geschehen durchzuführen. Ein bestimmter Rhythmus beherrscht die Herztätigkeit, die Atmung und darüber hinaus, nur nicht immer so offensichtlich, alle Zellvorgänge.

Es fragt sich nun, wie das Zustandekommen des Rhythmus im Nerven zu erklären ist. Das Nächstliegende ist, an die Unterbrechung der Erregungsmöglichkeit innerhalb des Refraktärstadiums (vgl. S. 137) zu denken. Es verhindert die Dauererregung und verwandelt den Dauerreiz in Einzelreize. Wir erinnern uns in diesem Zusammenhange an die Beobachtung, daß der Herzmuskel durch galvanische Ströme und auch durch mechanische Reize (Steigerung des Innendruckes in den Ventrikeln) zu rhythmischer Tätigkeit angeregt wird[3]). Wir haben seinerzeit auch diesen Rhythmus in Zusammenhang mit der refraktären Periode gebracht. Bei genauerem Zusehen ergibt sich, daß das Auftreten eines Zustandes, in dem Reize wirkungslos bleiben, für sich allein den Eigenrhythmus nicht erklären kann. Er müßte in diesem Falle in Beziehung zur Dauer der refraktären Phase stehen. Das ist nun nicht der Fall. Der Eigenrhythmus zeigt Perioden von beträchtlich größerer Langsamkeit. *Ebbecke*[4]) stellt sich vor, daß der konstante Strom die Erregungswelle nicht unmittelbar auslöst, vielmehr ist diese erst die Folge des relativ langsam verlaufenden Vorganges der Membranauflockerung, so wie es oben

Paul Weiss: Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwickl. **102**. 635 (1924); **104**. 317 (1925); J. comp. neurol. **40**. Nr. 1 (1926). — *S. R. Detwiler:* J. comp. neurol. **38**. Nr. 4 (1925). — *G. Hertwig:* Sitzungsber. u. Abhandl. d. naturf. Gesellsch., Rostock, 1 (3) (1926). — Vgl. auch zu dem ganzen Problem *K. Stüber: Pflügers* Archiv. **212**. 501 (1926). — [1]) Physiologie III. S. 145. — [2]) Vgl. *Keith Lucas*: The conduction of the nervous impulse. London 1917. — *A. Forbes*: Physiol. review. **2**. 361 (1922). — *U. Ebbecke*: *Pflügers* Archiv. **203**. 344 (1924). — [3]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 9. — [4]) *U. Ebbecke: Pflügers* Archiv. **203**. 345 (1923).

dargestellt worden ist. Es vergeht jedesmal Zeit, bis die allmählich fortschreitende Lockerung der Membran den zur Auslösung einer neuen explosiven Entladung erforderlichen Schwellenzuwachs erreicht hat.

Rücken so Veränderungen an Zellgrenzschichten oder allgemeiner ausgedrückt an Phasengrenzflächen in den Mittelpunkt alles Geschehens bei der Einwirkung von Reizen, und erzeugt die einmal eingeleitete Umstellung der Eigenschaften der an ihrem Aufbau beteiligten kolloiden Teilchen nun fortlaufend eine Wiederholung des gleichen Vorganges von Stelle zu Stelle im Nerven schreitend, und vermögen wir, auf manche Befunde gestützt, die erhöhte Durchlässigkeit jener Schichten in Beziehung zum Auftreten von Potentialunterschieden zu bringen, so bleibt doch noch manche Frage unbeantwortet. Die Lockerung der Phasengrenzschichten an der Kathode und ihre Verdichtung an der Anode stellen keine primären, für sich bestehenden Vorgänge dar, vielmehr setzen sie, wie S. 195 ff. auseinandergesetzt, eine Beeinflussung der sie aufbauenden kolloiden Teilchen voraus: sei es nun, daß H- und OH-Ionen ihre Wirkung geltend machen, indem es zu einer Verschiebung von solchen kommt, sei es, daß andere Ionen, wie z. B. K- und Ca-Ionen, an der Kathode und der Anode zur Geltung kommen, auf alle Fälle muß diese ganze Wechselbeziehung zwischen dem sich ausbildenden Milieu und dem Zustand der Membranteilchen geregelt sein und in sich die Ursache des Rhythmus tragen[1, 2]). Gewiß wird man die refraktäre Phase in Zukunft noch klarer aus dem sich herausbildenden Gesamtzustand des im Kathoden- und Anodenbereich herrschenden Systems physikalisch-chemischer Natur ablesen und ebenso den Erregungsvorgang nicht einseitig nur vom Membranzustand aus beleuchten können. Wir dürfen auch hier nicht aus dem Auge verlieren, daß im sog. Ruhezustand eine beliebige Zelle eine Gesamtstruktur besitzt, innerhalb derer die einzelnen Anteile in feinster Weise aufeinander abgestimmt sind. Trifft eine solche irgendein wirksamer Reiz, ganz gleichgültig, ob es ein mechanischer, thermischer, chemischer, physikalisch-chemischer oder ein elektrischer ist — in den Auswirkungen sind sie sich alle gleich —, dann verwandelt sich das ganze System in charakteristischer Weise. Jede Verschiebung innerhalb von Strukturen physikalisch-chemischer Art zieht sofort neue Einstellungen nach sich. Sie brauchen Zeit zu ihrer Ausbildung. Man wird dereinst für den Kathoden- und Anodenbereich Systemstrukturformeln aufstellen können, in denen die gesamten Wechselbeziehungen der einzelnen Anteile zueinander zum Ausdruck

[1]) Vgl. hierzu auch *P. Lasareff:* Ionentheorie der Reizung. Ernst Bircher, Bern-Leipzig 1923. — *D. S. Woronzow: Pflügers* Archiv. **215** (1927). — [2]) Hier werden weitere Studien über die Beeinflussung der Durchlässigkeit von Membranen weiterführen. Vgl. z. B. *Leonor Michaelis*: J. general physiol. **8**. 33 (1925); Naturwissenschaften. **14**. 33 (1926); ferner *L. Michaelis* u. *Sh. Dokan:* Biochem. Z. **162**. 258 (1925); **164**. 23 (1925). — *L. Michaelis* u. *A. Fujita*: Biochem. Z. **158**. 28 (1925); **161**. 47 (1925); **164**. 23 (1925). — *A. Fujita*: Biochem. Z. **158**. 11 (1925); **159**. 370 (1925); **162**. 245 (1925). — *L. Michaelis* u. *K. Hayashi:* Biochem. Z. **173**. 411 (1926). — *Runar Collander:* Über die Permeabilität von Kollodiummembranen. Societas scient. fennica. Comment. biolog. **2**. 6. Helsingfors Centraltryckeri, Helsingfors 1926. — Diese Forscher konnten feststellen, daß alle von ihnen geprüften Membrane die relative Beweglichkeit des Anions eines Elektrolyten zu der des Kations verändern, und zwar kommt dabei die Natur des Elektrolyten und diejenige der Membran zur Geltung.

kommen. Wir können uns ferner nicht vorstellen, daß an irgendeiner Stelle innerhalb von Zellen bzw. Zellsystemen Umstellungen so tiefgehender Natur, wie sie dem Erregungsvorgang eigen sind, vor sich gehen können, ohne daß der gesamte Zellinhalt beeinflußt wird. Die Fortpflanzung der Erregung, d. h. die Wiederholung der Konstellation, die zur Erregung führt, ist die Folge lokal eingetretener Gleichgewichtsstörungen. Die mit ihnen verbundenen Potentialunterschiede erneuern diese. Der Umstand, daß der ganze Vorgang der Erregung mit einer Steigerung des Stoffwechsels und damit des Energiewechsels (vgl. S. 120 ff.) gepaart ist, weist allein schon darauf hin, daß er mit umfassenden Geschehnissen in der beteiligten Zelle verknüpft ist[1]). Erregungsfortpflanzung bedeutet Fortleitung eines energetischen Geschehens! Leider vermögen wir zur Zeit nicht auszusagen, was für Stoffwechselprozesse in unmittelbarer Beziehung zum Erregungsvorgang stehen, und welche sekundärer Natur sind. Man wird gewiß in nicht zu ferner Zeit Beziehungen zwischen der Auslösung des Erregungsvorganges und der Zurückführung zum Ausgangszustand und bestimmten Stoffwechselvorgängen auffinden. Es ist wohl möglich, daß sich die funktionelle Einheit: Nerv — Muskel — auch in einer Gemeinsamkeit von bestimmtem Stoffwechselgeschehen auswirkt.

Wir haben bereits wiederholt betont, daß von den Nerven unter gewöhnlichen Verhältnissen Erregungen fortgeleitet werden, die entweder von Sinneszellen oder von Nervenzellen bzw. von Neurofibrillensystemen ausgehen (vgl. dazu S. 113 ff.). In jedem Falle handelt es sich um eine Fortpflanzung des Reizes und anschließend daran der Erregung. Wir sprechen gewöhnlich kurzerhand von einer Erregungsleitung. In Wirklichkeit bedingt jede erregte Stelle zunächst den Ausgangspunkt eines Reizes — Erregungsströmchen —, und erst anschließend daran stellt sich jener Zustand der Negativität ein, den wir den erregten nennen. Es gehen dann Reiz und anschließend Erregung auf die sog. Erfolgsorgane über. Es kommt zur Auslösung von Reflexvorgängen, von Empfindungen, oder auch ohne periphere Reizauslösung zu peripherem Geschehen im Anschluß an bestimmte Vorstellungskomplexe — es sei an die Funktion von Drüsenzellen, an diejenige von glatter Muskulatur (z. B. Sphincter internus der Harnblase u. s. w.) erinnert — und endlich an willkürlich herbeigeführte Muskelinnervationen, bei denen bestimmte Bewegungsvorstellungskomplexe die Führung haben.

Es ist die Frage aufgetreten, wie man sich den Einfluß der Innervation zu denken hat. Wir sind dieser Fragestellung schon wiederholt begegnet. Wir haben seinerzeit bei der Besprechung der Darmbewegung auf die Bedeutung des Cholins hingewiesen. Es spricht manches dafür, daß das Verhältnis von Cholin zu Cholinester im Mittelpunkt der Regelung der Tätigkeit der Darmmuskulatur steht[2]). Geleitet wird der ganze Vorgang von ihn hemmenden und fördernden

[1]) Vgl. hierzu auch die Vorstellungen von *Rudolf Keller*: Die Elektrizität in der Zelle. 2. Aufl. Julius Kittels Nachf., Keller & Cie., Mährisch-Ostrau 1925. — *Rud. Keller* u. *Jos. Gicklhorn*: J. f. Psychol. u. Neurol. **32**. 64 (1925). — [2]) Vgl. hierzu Physiologie I, Vorlesung 3 und 8. In der ersteren finden sich die Literaturangaben. Vgl. auch *Emil Abderhalden* u. *H. Paffrath*: Fermentforsch. 8. 284, 294, 299 (1925).

Nervenbahnen aus. Cholinester wirkt außerordentlich viel stärker auf die Darmmuskulatur ein als die freie Base. Es ist wohl möglich, daß im Organismus an und für sich unwirksame Mengen von Cholin durch Verwandlung in den Ester zur Wirkung gelangen. Wird dieser wieder verseift, dann sinkt das Cholin auf die unwirksame Stufe zurück. Bewiesen ist diese Vorstellung noch nicht ausreichend. Würde sie zutreffen, dann hätten wir uns vorzustellen, daß unter Nerveneinfluß Bedingungen in den in Frage kommenden Zellen geschaffen werden, unter denen die Synthese des Cholinesters begünstigt ist. Es wäre das die Aufgabe der die Darmbewegung fördernden (parasympathischen) Bahnen. Die Hemmung (Sympathikus) bestünde darin, daß Zellkonstellationen hervorgerufen werden, unter denen der Ester wieder zerfällt. Es kämen in beiden Fällen Fermentvorgänge in Frage. Wir wissen, daß Estersynthesen und Esterspaltungen von ein und demselben Ferment zur Durchführung kommen. Maßgebend für den Verlauf der Reaktion in der einen oder anderen Richtung sind die vorhandenen Bedingungen.

Weiterhin haben wir gesehen, daß auch für die Einwirkung fördernder und hemmender Einflüsse von bestimmten Nerven aus auf die Herztätigkeit die Annahme gemacht wird, daß die Bildung bestimmter Stoffe maßgebend ist[1]). Auch hier handelt es sich um unter Nerveneinfluß eintretendes Zellgeschehen, bei dem ganz offenbar Produkte entstehen, die in der einen Form hochwirksam und in der anderen unwirksam sind, d. h. der unter dem Innervationsvorgang gebildete Stoff wird, sobald er unter andere Bedingungen kommt, sofort so verändert, daß sein Einfluß aufgehoben ist. Vielleicht handelt es sich wenigstens beim Hemmungsstoff auch um einen esterartigen Körper.

Schließlich haben wir seinerzeit erfahren, daß auch bei Drüsen die Sekretion anregende Stoffe eine große Rolle spielen[2]). Auch deren Bildung untersteht höchstwahrscheinlich der Kontrolle des Nervensystems. Endlich ist insbesondere für das sympathische und parasympathische Nervensystem ein Einfluß auf Ionengleichgewichte nachgewiesen worden[3]). Es konnte gezeigt werden, daß Sympathikusreizung zu einer Verschiebung der Kalziumionenkonzentration führt, während vom Parasympathikus aus die Kalium- und auch die Natriumionwirkung zur Geltung gebracht wird. Der Befund eines anderen Temperaturkoeffizienten bei der Erregungsübertragung vom Nerven auf den Muskel im Vergleich zu jenem der Leitungsgeschwindigkeit im Nerven (vgl. hierzu S. 137) hat zur Erörterung der Möglichkeit geführt, daß auch bei der Muskelinnervation die Hervorbringung eines „Reizstoffes" eine Rolle spielen könnte[4]). Alle erwähnten Beobachtungen, die sicherlich durch weitere Forschungen erweitert werden können[5]), zeigen uns an, daß bei der Erregungsübertragung auf Erfolgsorgane ganz bestimmte Vorgänge zur Auslösung kommen, durch die bestimmte Zustände

[1]) Vgl. die Literatur in Physiologie II, S. 204 ff. — Vgl. ferner *O. Loewi*: *Pflügers* Archiv. **212**. 695 (1926). — *O. Loewi* u. *E. Navratil*: Klin. Wochenschr. 5. 894 (1926); *Pflügers* Archiv. **214**. 678, 689 (1926). — *W. R. Witanowski: Pflügers* Archiv. **208**. 694 (1925). — *F. Plattner:* Z. f. Biol. **83**. 544 (1925); *Pflügers* Archiv. **214**. 112 (1926). — *R. H. Kahn: Pflügers* Archiv. **214**. 482 (1926). — [2]) Vgl. Physiologie I, S. 154. — [3]) Vgl. Physiol. Chemie II, S. 177. — [4]) Vgl. *A. Samojiloff: Pflügers* Archiv. **208**. 508 (1925). — [5]) Vgl. *L. Asher, J. Abelin* u. *N. Scheinfinkel*: Biochem. Z. **151**. 112 (1924).

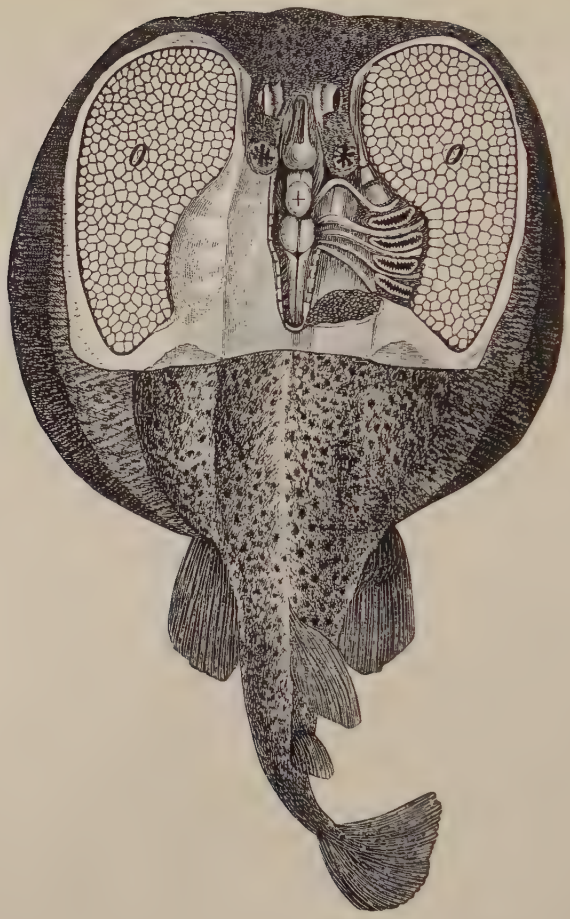
geschaffen werden, die ihrerseits wieder auf bestimmtes Zellgeschehen zurückwirken. Gelänge es, ganz allgemein darzutun, daß die spezifischen Funktionen des einzelnen Zellsystems von bestimmten Stoffen aus, seien das nun bestimmte Ionen oder irgendwelche organische Verbindungen, geleitet werden, dann wäre es naheliegend, das Geschehen in nervösen Zentren von gleichen Gesichtspunkten aus zu betrachten.

Wir haben bisher einer Beobachtung nicht gedacht, die in ganz besonders hohem Maße das Interesse für das Problem der tierischen Elektrizität geweckt hat. Es ist dies die Feststellung, daß es Tiere gibt, die in besonderen Organen, die von Muskeln[1]) bzw. Drüsenzellen[2]) herstammen, elektrische Energie zu speichern vermögen. Nach der Stärke der elektrischen Entladungen geordnet, handelt es sich um die folgenden Fischarten: Zitteraal (Gymnotus electricus[3]), Torpedo occidentalis, Zitterwels (Malapterurus electricus). Schwache Wirkungen zeigen der Zitterrochen (Torpedo marmorata und ocellata), ferner verschiedene andere Rochen- (Raja-) und ferner Mormyrus-Arten[4]). Es sind im Verhältnis zum ganzen Körper außerordentlich mächtige Organe, die zur Hervorbringung elektrischer Energie umgestaltet sind. Beim Zitteraal z. B. ist das Verhältnis des Gewichtes des elektrischen Organes zum Körpergewicht 1:2·66. Die innere Organisation des „elektrischen" Organes ist mit Ausnahme desjenigen des Welses einheitlich. Es handelt sich um eine große Anzahl von nebeneinanderliegenden Säulen. Jede davon zerfällt wieder in einzelne Platten. Vgl. hierzu Abb. 78[5]), 79[6]), S. 214 und 80, S. 215[7]). An jeder von diesen tritt auf einer Seite ein Nervenast hervor. Er breitet sich an der Platte aus[8]). Die Platten sind so angeordnet, daß die Nervenausbreitung an ihnen immer auf der gleichen Seite liegt. Zwischen ihnen ist eine gallertartige Masse eingelagert[9]). Das Studium der Richtung des Schlagverlaufes hat ergeben, daß die Seite der Platten, an der der hinzutretende Nerv sich ausbreitet, sich negativ zu der übrigen Plattensubstanz verhält. Die „elektrischen" Fische können das elektrische Organ willkürlich zur Entladung bringen. Ferner

---

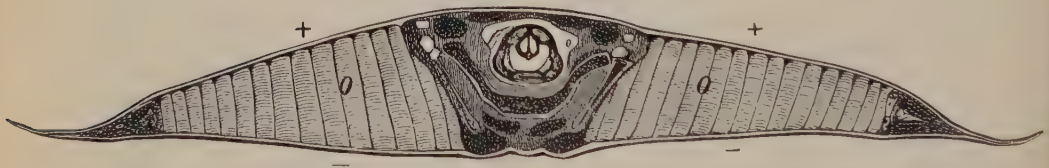
[1]) *Babuchin*: Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med. 501 (1876). — *Th. W. Engelmann*: *Pflügers* Archiv. **57**. 149 (1894). — [2]) Es ist dies beim Zitterwels der Fall. Vgl. hierzu *G. Fritsch*: Die elektrischen Fische. I. Abt. Malapterurus electricus. Veit & Cie., Leipzig 1890. — [3]) Vgl. dazu die interessante Schilderung von *Carl Sachs*' Untersuchungen am Zitteraal, Gymnotus electricus, nach seinem Tode bearbeitet von *Emil du Bois-Reymond*. Veit & Cie., Leipzig 1881. — Vgl. auch *E. du Bois-Reymond*: Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Berlin 13. März 1884, 16. Juli 1885; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 51 (1887). — [4]) Vgl. hierzu *S. Garten* im Handbuch der vergleichenden Physiologie (herausgegeben von *Hans Winterstein*). **3** (2). 170 ff. Gustav Fischer, Jena 1910. — [5]) Entnommen: *Fritsch:* Die elektrischen Fische. 2. Abt. Veit & Cie., Leipzig 1890. — [6]) Entnommen: *Fritsch:* l. c. — [7]) Entnommen: *Bilharz:* Das elektrische Organ des Zitteraales. Leipzig 1857. — [8]) Vgl. hierzu *Th. Bilharz*: Das elektrische Organ des Zitteraales. Leipzig 1857. — *M. Schultze*: Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Medizin. 343 (1858); 470 (1862). — [9]) Vgl. über die chemische Zusammensetzung und über Stoffwechselvorgänge u. s. w. vor und nach der Entladung: *F. Boll*: Arch. f. Anat., Physiol. und wissensch. Med. 76 (1873); 152 (1874); 462 (1876). — *Th. Weyl*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 117 (1883); 316 (1884); Z. f. physiol. Chemie. 7. 541 (1883). — *F. Röhmann*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 423 (1893). — Es ist dringend notwendig, daß die ganzen Untersuchungen wiederholt werden.

Abb. 78.



Rückenansicht eines Torpedo marmorata mit freigelegten elektrischen Organen und zugehörigem Nervensystem.

Abb. 79.

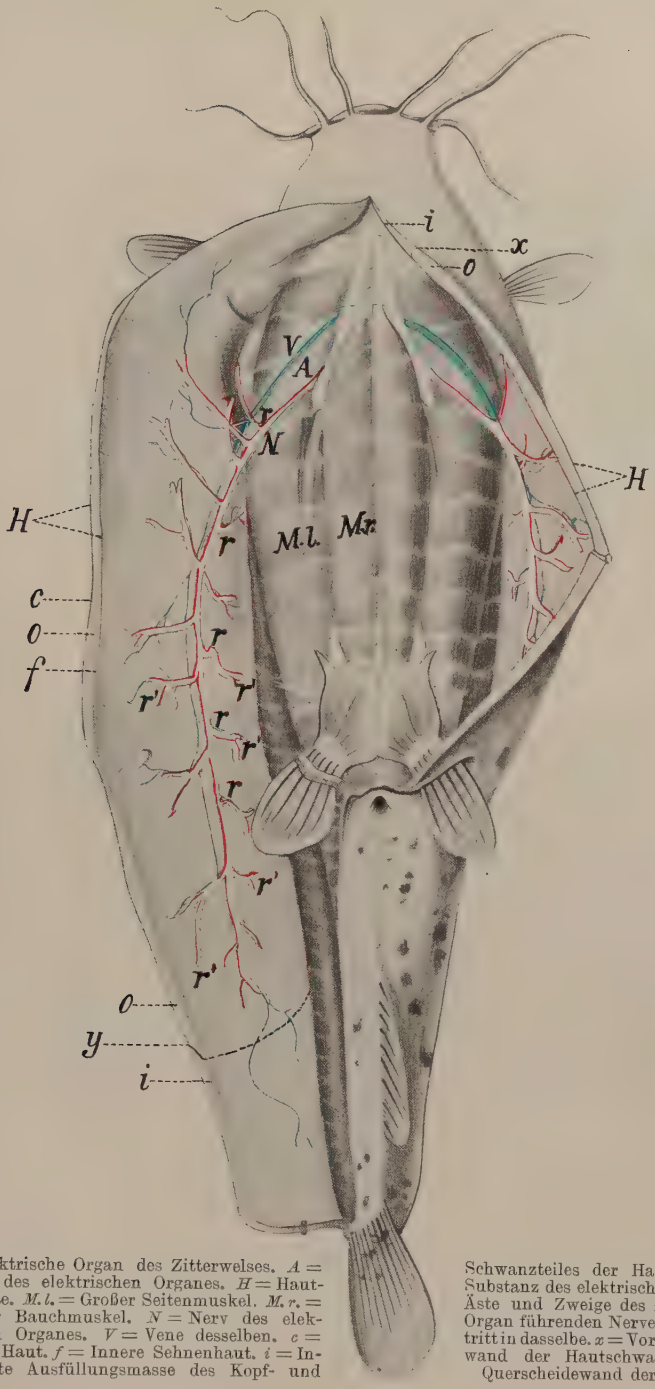


Querschnitt durch den Körper von Torpedo ocellata in der Kiefergegend.

kann der gleiche Vorgang durch Reizung von Sinnesorganen (z. B. Berührung) erfolgen, d. h. es spielen Reflexvorgänge eine bedeutsame Rolle. Vgl. hierzu Abb. 81 und 82, S. 216[1]). In ihnen kommt zum Ausdruck,

[1]) Entnommen: *S. Garten:* Handbuch der vergl. Physiologie (herausgegeben von *Hans Winterstein*). **3** (2). 205 (1910—1914).

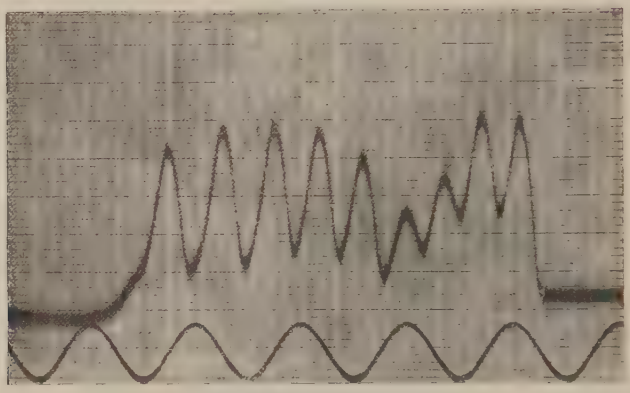
Abb. 80.



Das elektrische Organ des Zitterwelses. *A* = Arterie des elektrischen Organes. *H* = Hautschwarte. *M. l.* = Großer Seitenmuskel. *M. r.* = Gerader Bauchmuskel. *N* = Nerv des elektrischen Organes. *V* = Vene desselben. *c* = Äußere Haut. *f* = Innere Sehnenhaut. *i* = Indifferente Ausfüllungsmasse des Kopf- und Schwanzteiles der Hautschwarte. *O* = Substanz des elektrischen Organes. *r, r* = Äste und Zweige des zum elektrischen Organ führenden Nerven vor dessen Eintritt in dasselbe. *x* = Vordere Querscheidewand der Hautschwarte. *y* = Hintere Querscheidewand der Hautschwarte.

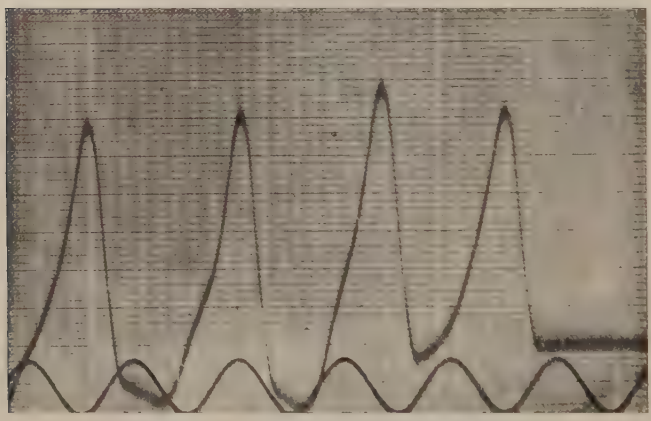
daß der Rhythmus der Entladungen von der zugehörigen Stelle des Zentralnervensystems aus bestimmt wird. Die in den genannten Abbildungen wiedergegebenen Kurven sind durch Versuche am Zitterwels gewonnen. Bei ihnen umhüllt das elektrische Organ, wie aus Abb. 80, S. 215, ersichtlich, als dicke Hautschwarte den ganzen Körper des Tieres. Ein

Abb. 81.



Reflektorische elektrische Entladungen des Zitterwelses. Kopfteil bei 25°, Körper bei 24·5°. Untere Kurve = Schwingungen einer Zungenpfeife. 1 Schwingung entspricht $^1/_{148}$″. Der Abstand der Ordinaten = 1·1 σ.

Abb. 82.



Reflektorische elektrische Entladungen des Zitterwelses. Kopfteil 13°, Körper 30·5=32·0°. Die übrigen Hinweise vgl. bei Abb. 81.

einziger Nerv versorgt es. Die Ganglienzelle, von der dieser seinen Ausgang nimmt, ist ganz außergewöhnlich groß. Auf jeder Körperseite befindet sich je eine Nervenzelle. Beide sind unter sich durch Kommissurenfasern verknüpft. Kühlt man nun die Gegend der Ganglienzelle ab, während der übrige Körper eine höhere Temperatur aufweist, dann erfolgen die Entladungen in einem langsameren Rhythmus, als wenn

die Zentralstelle, von der aus das elektrische Organ seine Impulse erhält, eine höhere Temperatur aufweist. Es geht dies ohne weiteres aus Abb. 81 und 82 hervor.

Die Entladung des elektrischen Organes kann in verschieden weitem Grade vor sich gehen. Es können durch Zusammenwirken zahlreicher Platten elektromotorische Kräfte von mehreren hundert Volt entstehen. So wurden beim Gymnotus electricus, bei dem der Reflexschlag monophasisch ist und im Tier vom Schwanz zum Kopf[1]) und, außerhalb abgeleitet, vom letzteren zum ersteren verläuft, je nach der Größe des Fisches Schläge mit einer Entfaltung elektromotorischer Kraft von 361 Volt (35 *cm* langes Tier) bis zu 866 Volt (92 *cm* langer Fisch) beobachtet[2]). Nun gibt es Aale bis zu 2 Meter Länge. Es läßt sich berechnen, daß diese Schläge mit einer Spannung bis zu 1500 Volt austeilen können. Die Einzelschläge einer Reihe von solchen zeigen nicht die gleiche Spannung. Es finden sich Unterschiede bis zu 100 Volt. Die zeitliche Dauer eines Einzelschlages schwankt zwischen 2·28 und 3·24 σ. Je nach dem ausgeübten Reiz kommt es zu einer kurzen Entladung oder zur rhythmischen Elektrizitätsabgabe mit hoher Frequenz[3]). Es ist verlockend, die Entstehungsweise von Potentialunterschieden im Gebiet der Nervenausbreitung in den erwähnten Platten von gleichen Gesichtspunkten aus zu verfolgen, von denen aus ganz allgemein der Erregungsvorgang mit den ihn begleitenden Erregungsströmen betrachtet wird. Es wäre von größtem Interesse, der Ionenwanderung zu folgen und Wechselbeziehungen zwischen dieser und „Membranveränderungen" klarzulegen. Leider sind unsere Kenntnisse nach dieser Richtung noch sehr bescheidene[4]). Bemerkenswert ist, daß Kurare (vgl. hierzu S. 139) die Erregung des elektrischen Organes vom Nerven aus aufhebt[5]). Ferner läßt sich durch ausgiebige Entladung des Organes ebenfalls ein Zustand erreichen, in dem Reize vom Nerven aus erfolglos bleiben. Schließlich zeitigt auch seine direkte Reizung keinen Erfolg mehr[6]).

---

[1]) Die Stromrichtung folgt der *Pacini*schen Regel. — [2]) Vgl. hierzu *Walter Eilenfeld: Cremers* Beiträge z. Physiol. **3**. 195 (1926). — Vgl. auch *M. Cremer:* Zbl. f. Physiol. **26**. 981 (1912). — *K. Fuji:* J. of the college of science imperial univ. of Tokyo. **37**. Dezember 1914. — Vgl. über die Bestimmung der Chronaxie *A. Chauchard* u. *Mme. Chauchard:* C. r. de l'acad. des sciences. **181**. 143 (1925). — [3]) *E. J. Marey*: C. r. de l'acad. des sciences. **73**. 918, 958 (1871); **84**. 190, 354 (1877); **88**. 318 (1879). — *K. Schönlein*: Z. f. Biol. **13**. 449 (1895). — *F. Gotch* u. *J. Burdon-Sanderson*: Philos. transact. **178**. 487 (1887). — *S. Garten*: Abhandl. der math.-physikal. Kl. der sächs. Gesellsch. d. Wissensch. **25**. 253 (1899). — [4]) Vgl. über Versuche auf diesem Gebiete: *W. Biedermann*: Elektrophysiologie. 329ff. G. Fischer, Jena 1895. — *S. Garten*: Abhandl. der math.-physikal. Kl. der sächs. Gesellsch. d. Wissensch. **25**. 253 (1899). — *F. Gotch* u. *G. J. Burch*: Transact. of the royal soc., London. **187** (1896). — *J. Bernstein* u. *A. Tschermak*: *Pflügers* Archiv. **112**. 439 (1906). — *F. J. Buytendijk:* Kgl. akad. van wetensch. te Amsterdam. **31**. 157 (1922). — [5]) Es sind dazu relativ große Mengen notwendig, wie denn überhaupt Fische gegen Kurare weniger empfindlich sind, als andere Tierarten. Vgl. hierzu *Schiffer:* Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med. 453 (1868). — *Franz Boll:* Ebenda. 94 (1873). Hier findet sich weitere Literatur. — Vgl. auch *A. Chauchard* u. *Mme. Chauchard:* C. r. de l'acad. des sciences. **183**. 79 (1926). — [6]) Vgl. z. B. *Gotch*: Proceed. of the physiol. soc. Nr. 2 (1888). — *S. Garten*: l. c. diese Seite, Zitat [3]) und im Handbuch d. vergl. Physiologie, S. 214, Zitat [1]).

Vorlesung 9.

Die Funktionen der Muskulatur.

Ihr Bau und ihre Eigenschaften. Das Wesen des Verkürzungs- und Verlängerungs- (Kontraktions- und Erschlaffungs-) Vorganges. Der Zustand der Starre (Wärme- und Totenstarre und andere Starrearten).

Bei der Besprechung der Funktionen des zerebrospinalen Nervensystems sind wir von den Sinnesorganen ausgegangen. Wir stellten ihre Einrichtungen und ihre Leistungen fest und bemerkten, daß ganz allgemein durch bestimmte, der einzelnen Sinneszelle adäquate Reize eine Erregung ausgelöst wird. Wir folgten ihrer Weiterleitung bis zu jenen Stellen im Zentralnervensystem, in denen es entweder zu einer Übertragung auf motorische bzw. mit peripher gelegenen Erfolgsorganen in Beziehung stehende Systeme oder aber zur Auslösung einer Empfindung kommt. Wir lernten dabei für das gesamte Nervengewebe und darüber hinaus für alle protoplasmatischen Gebilde gemeinsame Erscheinungen, wie Erregbarkeit und Erregungsleitung, kennen. Von „motorischen“[1]) Leistungen, die unter dem Einfluß des Nervensystems stehen, haben wir eingehend diejenigen der Drüsenzellen kennengelernt[2]). Wir sprachen von sekretorischen und inkretorischen Bahnen und den zugehörigen nervösen Zentren und erfuhren, daß sympathische und parasympathische Bahnen fördernde und hemmende Einflüsse auf die Tätigkeit von Drüsenzellen ausüben. Wir stellten ferner fest, daß ruhende und tätige Zellen der genannten Art sich in ihrem Aussehen unterscheiden und ferner Potentialunterschiede durch die letzteren bedingt sind. Weiterhin haben wir von Einflüssen gesprochen[3]), die von den genannten Nervensystemen aus auf die glatte Muskulatur — eingeschlossen die Herzmuskulatur — ausgeübt werden. Auch hierbei lernten wir deren Tätigkeit fördernde und hemmende Bahnen kennen. Ferner stellten wir fest, daß der in Erregung befindliche glatte Muskel Erregungsströme aufweist. Es verbleibt uns nun noch die Funktion der quergestreiften Muskulatur zu betrachten. Sie steht, wie wir wiederholt dargelegt haben, unter dem Einfluß des zerebralen bzw. zerebrospinalen Nervensystems. Bei der Betrachtung der Leistungen der genannten Muskulatur stoßen wir ganz von selbst auf diejenigen von Skelettanteilen, denn von solchen gehen sie aus und an solchen finden sie im wesentlichen auch ihr Ende. Es sind Gelenke, die sie überbrücken und an denen sie Bewegungsvorgänge vollziehen, die

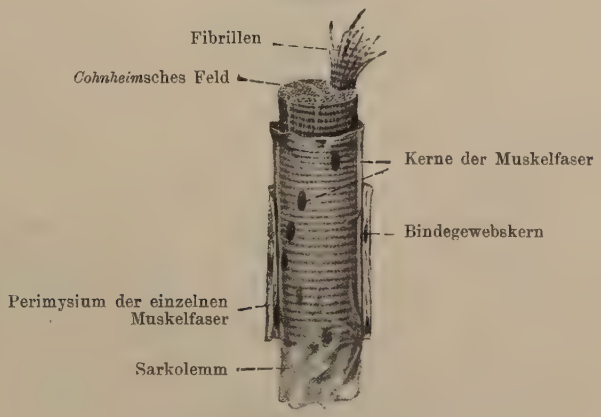
---

[1]) Vgl. hierzu die S. 127 gemachten Ausführungen. — [2]) Physiologie I, Vorlesung 4—19. — [3]) Physiologie I, Vorlesung 2—3; Physiologie II, Vorlesung 10.

mannigfachen besonderen Funktionen dienen. Wir haben bereits mehrfach von den Leistungen der Muskulatur im allgemeinen gesprochen und bereits einerseits von ihrem Tonus und andererseits von ihrer Kontraktion und ihrer Erschlaffung berichtet. Dagegen haben wir uns noch nicht mit der Frage nach dem Wesen aller dieser Vorgänge beschäftigt. Ihrer Beantwortung wollen wir uns nun, soweit das zur Zeit möglich ist, zuwenden. Wir betreten damit, wie bald erkenntlich werden wird, ein ganz besonders schwieriges Gebiet der Forschung, stecken doch Tonus- und Kontraktionszustand der Muskulatur noch voller Rätsel.

Beginnen wir zunächst mit einer Betrachtung des Baues der quergestreiften Muskulatur, und versuchen wir, aus diesem ihre besonderen Eigenschaften und Funktionen abzulesen. Wir wollen dabei auch die glatte Muskulatur mitberücksichtigen. Wir haben ihrer zwar wiederholt gedacht, jedoch ihre allgemeinen Eigenschaften noch nicht besprochen. Die quergestreiften Muskeln setzen sich aus zahlreichen Fasern zusammen. Sie sind in den verschiedenen Muskeln verschieden dick. Besonders dünn sind sie in Muskeln, die,

Abb. 83.



Eine einzelne Muskelfaser eines quergestreiften Muskels.

wie z. B. die Augenmuskeln[1]), fein eingestellte Bewegungen auszuführen haben, während solche Muskeln, die ausschließlich gröbere Arbeit verrichten, wie z. B. die Muskeln des Unterschenkels, besonders dicke Fasern aufweisen. Die Muskelfasern sind aus in Sarkoplasma eingebetteten Fibrillenbündeln aufgebaut. Eine Sarkolemmhülle, in der sich ein Fibrillennetz eingelagert findet, umgibt sie (vgl. hierzu Abb. 83)[2]). Im Sarkoplasma finden sich unter anderem Körnchen, die aus Glykogen[3]) und Lipoiden[4]) bestehen. Es ist durchaus nicht,

[1]) Vgl. Physiologie III, S. 268. — [2]) Entnommen: *Hermann Braus*: Anatomie des Menschen. **1**. 63. J. Springer, Berlin 1921. — [3]) *E. Holmgren:* Skand. A. f. Physiol. **21**. 287 (1909). — *J. Arnold:* Arch. f. mikrosk. Anat. **73**. 265 (1909). — [4]) *A. Noll:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 35 (1913). — Vgl. auch *Knoche:* Anat. Anz. **34**. 165 (1909). — *Marcus*: Arch. f. Zellforsch. **15**. 394 (1920). — *v. Ebner*; Sitzungsb. d. Akad. d. Wissensch., Wien, math.-physikal. Kl. **129**. 94 (1920). — *Gutherz:* Arch. f. mikrosk. Anat. **75**. 209 (1909). — *K. Hürthle* u. *Wachho'der: Pflügers* Archiv. **194**. 333 (1922).

wie man früher annahm, strukturlos, vielmehr weist es ein regelmäßig gebautes Gitterwerk auf, in das im Niveau der einfach brechenden Fibrillenabschnitte kleinere und größere Körnchen (Sarkosomen) eingelagert sind[1]). Diese bestehen aus Eiweiß und aus Lipoiden. Die Muskelfasern selbst sind mittels Bindegewebes (Perimysium) miteinander verbunden. In ihm verlaufen die Nerven, Blutgefäße und Lymphbahnen des Muskels. Das Bindegewebe der einzelnen Muskelfaser führt die feinsten Nervenverzweigungen und die langgestreckten Blutkapillaren. Die reiche Blutversorgung hilft mit, dem Muskel seine rote Farbe zu verleihen. Dazu kommt noch ein besonderer Farbstoff der Muskelfasern, genannt Muskelhämoglobin[2]). Es war lange Zeit ungewiß, ob Beziehungen des roten Muskelfarbstoffes zum Blutfarbstoff vorhanden sind. Jetzt steht fest, daß sich beide sehr nahestehen, ja es besteht die große Wahrscheinlichkeit einer Identität[3]). Dafür spricht auch, daß aus Muskelhämoglobin Bilirubin[4]) gebildet wird[5]). Die Menge des Muskelhämoglobins zeigt bei den verschiedenen Muskeln je nach dem Alter des Organismus, dem Funktionsgrad des Muskels, dem Hämoglobingehalt des Blutes u. s. w. Schwankungen[6]). Bei vorhandener Anämie sinkt seine Menge, jedoch ist die Abnahme an Muskelfarbstoff nicht groß. Nach Durchschneidung des zugehörigen Nerven setzt mehr und mehr zunehmender Verlust an Muskelhämoglobin ein[7]). Es unterliegt keinem Zweifel, daß ihm eine große Bedeutung zukommt. Seine Funktionen dürften dieselben sein, wie sie dem Blutfarbstoff der roten Blutkörperchen zukommen, nämlich Pufferwirkung, Sauerstoff- und Kohlensäurebindung[8]).

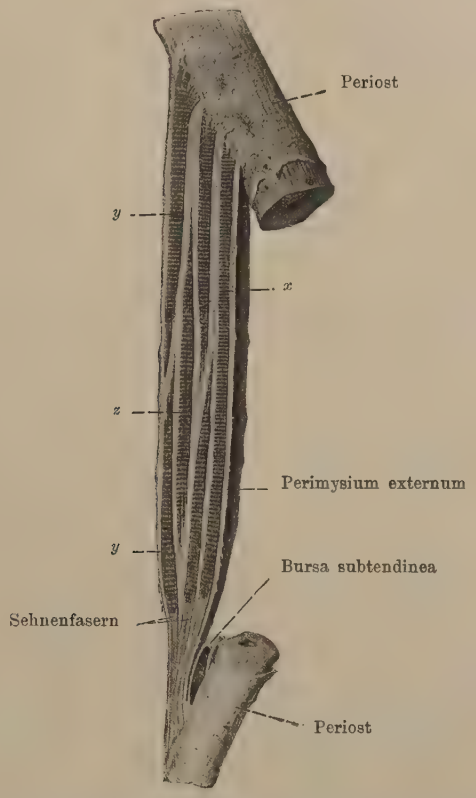
Bündel von Muskelfasern werden vom sog. Perimysium internum zusammengefaßt, das seinerseits in Beziehung zum Perimysium externum steht, das die Oberfläche des Muskels umhüllt. Dem Perimysium internum kommt nicht nur die Bedeutung zu, Muskelfasern und -bündel zu umhüllen und abzugrenzen, ferner als Bahn für Blutgefäße, Lymphbahnen und Nerven und als Träger von Sinnesorganen (Muskelspindeln[9]) zu dienen, vielmehr spielen seine Anteile bei der Muskeltätigkeit eine bedeutsame Rolle[10]). Es sind die kollagenen Fasern jenes Anteiles des Perimysiums, in das die einzelnen Muskelfasern eingebettet sind, quer zu deren Richtung angeordnet. Sie setzen deren Anschwellung eine Grenze, ohne dabei die Dehnung des Muskels in der Längsrichtung zu hemmen. Im übrigen

---

[1]) Vgl. hierzu *Biedermann:* Ergebnisse der Biologie. **2**. 428 ff. (1927). — Vgl. auch *G. Retzius:* Biolog. Unters. 1881. — *A. van Gehuchten:* La Cellule. 2 (1886). — *E. Holmgren:* Anat. Anz. **31**. 609 (1907); Skand. A. f. Physiol. **21**. 287 (1909). — *H. Marcus:* Anat. Anz. **55**. 475 (1922). — [2]) *Mac Munn* (l. c.) nannte seinerzeit den Farbstoff Myohämatin. — [3]) *R. P. Kennedy* u. *G. H. Whipple:* Americ. j. of. physiol. **76**. 685 (1926). — *O. Schumm:* Z. f. physiol. Chem. **149**. 111 (1925); **152**. 55 (1926). — Vgl. auch *Kühne:* Arch. f. Path., Anat. u. Physiol. **33**. 79 (1865). — *C. A. Mac Munn*: J. of physiol. **5**. 24 (1885). — *Levy*: Z. f. physiol. Chemie. **13**. 309 (1889). — *Hoppe-Seyler*: Z. f. physiol. Chemie. **14**. 106 (1890). — *K. A. H. Mörner:* Nordisk. mediz. Arch. Festband 1907. — *Günther: Virchows* Archiv f. Path. **230**. 146 (1921). — *Keilin*: Proceed. royal soc. **98** (B). 312 (1925). — [4]) Vgl. hierzu Physiologische Chemie I, 708. — [5]) *G. H. Whipple* u. *F. S. Rohscheit-Robbins:* Americ. j. of physiol. **78**. 675 (1926). — [6]) *G. H. Whipple*: Americ. j. of physiol. **76**. 693 (1926). — [7]) *G. H. Whipple*: Americ. j. of physiol. **76**. 708 (1926). — [8]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 2. — [9]) Vgl. Physiologie III, S. 550. — [10]) Vgl. hierzu *H. Braus*: Anatomie des Menschen. **1**. 69. J. Springer, Berlin 1921.

Perimysium internum finden sich zahlreiche längsverlaufende kollagene Fasern und ferner elastische Fasernetze. Das Perimysium externum besteht aus spitzwinklig zur Muskelrichtung sich überkreuzenden kollagenen und zahlreichen längsverlaufenden elastischen Fasern. Die letzteren führen bei eintretender Erschlaffung des Muskels diesen wieder in die Ruhelage über, d. h. sie wirken bei seiner Verlängerung mit[1]).

Abb. 84.



Quergestreifter Muskel. Schema des Verhaltens der Muskelfasern (diese sind im Verhältnis zu den übrigen Gebilden zu groß wiedergegeben) in ihrer Beziehung zur Sehne. Muskelfaser *x* beginnt und endigt sehnig am Knochen. Mukselfaser *y* endigt mit einem Ende im Muskel und Faser *z* mit beiden Enden im Muskel.

Die Muskelfasern stehen nicht in direkter Beziehung zu Skelettanteilen, vielmehr wird diese durch die Sehne vermittelt[2]). Vgl. hierzu Abb. 84[3]). Diese besteht aus straffen, parallel angeordneten Bindegewebsfasern und hat stets einen viel kleineren Querschnitt als der

[1]) Vgl. hierzu *J. Bramson:* Sitzungsber. d. kgl. Akad. d. Wissensch., Amsterdam. **23**. 111 (1920). — [2]) Vgl. über den Feinbau der Sehnenfasern und der kollagenen Bindegewebsfibrillen *G. Ettisch* u. *A. Szegvari:* Protoplasma, Internationale Zeitschr. f. physikal. Chemie der Protoplasten. **1**. 214 (1926). — [3]) Entnommen *Hermann Braus:* Anatomie des Menschen. Band 1, S. 63. J. Springer, Berlin 1921.

Muskel. Jede einzelne kollagene Faser der Sehne ist schmäler als die zugehörige Muskelfaser. Auch jenes Gewebe — Peritonium internum genannt —, das jene Fasern umgrenzt, ist viel spärlicher als das Perimysium internum ausgebildet. Das Sehnengewebe ist arm an Blutgefäßen und Nerven. Der Umstand, daß die Sehne einen bedeutend geringeren Durchmesser als der Muskelbauch hat, bedingt, daß die einzelnen Muskelfasern zum größten Teil eine andere Richtung besitzen als die Sehnenfasern. Je schräger die ersteren an der Sehne angreifen, um so mehr büßen sie an Kraft ein. Die Ungleichheit der Wirkung der einzelnen Muskelfasern ist vielfach dadurch ausgeglichen, daß die Sehne randständig und nicht endständig ist. Es ist dies beim einfach gefiederten Muskel der Fall (Beispiel: M. semimembranosus.) Die Fiederung findet im Muskelbau mannigfaltige Verwendung. Wir treffen in der Ausgestaltung der Skelettmuskulatur überhaupt auf eine große Vielgestaltigkeit. In jedem Falle ist ihre Leistung eine gegebene. Um sie feststellen zu können, müssen wir die Länge der einzelnen Muskelfasern, ihren Verlauf und den Winkel kennen, unter dem sie sich an der Sehne bzw. dem Perimysium ansetzen[1]). Wir werden später auf einige die Muskelleistungen betreffende, in Zusammenhang mit dem Faserverlauf stehende Fragen noch eingehender zurückkommen. Erwähnt sei noch, daß nur in ganz kurzen Muskeln die einzelnen Muskelfasern von Sehne zu Sehne reichen. Im übrigen endigen sie innerhalb des Muskels am Perimysium internum. Dieses übernimmt in diesem Falle die Funktion einer Vermittlung zwischen den beiden Sehnenenden des Muskels. Bei besonderer Beanspruchung dieser Zwischenschaltung kommt es zur Ausbildung von intramuskulären Sehnen und oberflächlichen Sehnenspiegeln. Von besonderem Interesse ist die Festellung, in welcher Art und Weise sich die Zugkraft des Muskels auf die Sehne überträgt. Es bestehen allem Anschein nach innige Beziehungen zwischen den Sehnenfibrillen und dem kollagenen Fibrillennetz des Sarkolemms und ferner zu Anteilen des Perimysium internum[2]).

Die äußere Hülle des Muskels, die Faszie, enthält kollagene Bindegewebsfasern, die im allgemeinen senkrecht zur Muskellängsachse verlaufen. Zwischen Faszie und Perimysium externum findet sich eine mit lockerem Bindegewebe ausgefüllte Spalte (subfasziale Spalte). Sie ermöglicht die Verschiebung des Muskels innerhalb der Faszienhülle. Gruppen von Muskeln, die gemeinsame Funktionen haben (Synergisten), haben vielfach außer der Längshülle noch eine gemeinsame Gruppenfaszie. Von wesentlicher Bedeutung für die Wirkungen von Muskeln sind mancherlei Hilfseinrichtungen, wie Sehnenscheiden — sie verhindern die Abhebelung der Sehne bei der Tätigkeit des zugehörigen Muskels —, Bänder, Schleimbeutel (Bursae synoviales), Sesambeine.

Wir haben S. 220 erwähnt, daß die Muskelfasern einen roten Farbstoff, das Muskelhämoglobin, enthalten. Es ist schon lange bekannt, daß bei ein und derselben Tierart die Intensität der roten Farbe der einzelnen Muskelarten eine mehr oder weniger verschiedene sein kann. Man hat

[1]) Vgl. *J. Beritoff* u. *D. Jaschwili*: *Pflügers* Archiv. **205**. 465 (1924). — *N. Zehakaia*: Ebenda. **209**. 753 (1925). — *J. Beritoff*: Ebenda. **209**. 763 (1925). — [2]) Vgl. hierzu *G. Häggqvist*: Anat. Anz. **53**. 273 (1920).

von „weißen“ bzw. „hellen“ und „roten“ bzw. „trüben“ Muskeln gesprochen[1]). Ihr Bau ist in Einzelheiten verschieden[2]). Die roten Muskelfasern sind in der Regel[3]) reicher an Sarkoplasma als die weißen. Auch in der Zusammensetzung zeigen sich Unterschiede. In den roten Muskeln ist die Menge an Cholesterin[4]) und an Phosphatiden größer, dagegen der Gehalt an dem Eiweißkörper Myosin, und ferner an Kreatin[5]) geringer gefunden worden, als in den weißen Muskeln. Vor allem ist bemerkenswert, daß in den weißen Muskelfasern ein höherer Gehalt an Laktazidogen[6]) vorhanden ist als in den roten. Während der Tätigkeit erfolgt bei den ersteren ein starker Verlust an dieser Vorstufe der Milchsäure, während bei den letzteren ein merklicher Abbau von Laktazidogen vermißt wurde[7]). Es kann auch ein und derselbe Muskel „weiße“ und „rote“ Muskelfasern enthalten. Es ist dies z. B. bei uns der Fall. Vorwiegend rote Fasern weisen die äußeren Augenmuskeln, das Zwerchfell, der M. masseter und die oberflächlichen Rückenmuskeln auf. Vorherrschend weiße Fasern enthalten der M. biceps, M. temporalis, M. palmaris, M. rectus abdominis. Bemerkt sei, daß der Herzmuskel sich ganz aus roten Fasern zusammensetzt. Den weißen Muskelfasern ist eigentümlich, daß sie bei Reizeinwirkung eine kürzere Latenzzeit und ferner eine kürzere Kontraktionsdauer aufweisen als die roten Fasern[8]). Es pflanzt sich bei den ersteren auch die Kontraktionswelle rascher fort als bei den letzteren[9]). Die weißen Muskeln sind ferner vom Nerven aus erregbarer, dagegen sprechen die roten auf direkte mechanische Reize leichter an[10]). Die ersteren ermüden auch schneller. Die weißen Muskelfasern vollführen rasche Bewegungen und die roten gedehnte, langsamere, andauernde[11, 12]). Wir kommen auf das verschiedene Verhalten der weißen und roten Muskeln bei Reizung noch zurück[13]).

---

[1]) Vgl. *L. Ranvier:* Arch. de physiol. norm. et path. 1 (1874). — [2]) Vgl. hierzu *P. Grützner:* Breslauer Ärzte-Ztg. **18**. (1883). — *Rollet*: Sitzungsb. d. Akad. d. Wissensch.. Wien, math.-physikal. Kl. **89**. (3) (1885); **98**. (3) (1889). — *Adducco:* Arch. ital. de biol. **7**. 292 (1886). — *M. v. Frey:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 195 (1887). — *Knoll*: Denkschrift d. Akad. d. Wissensch.. Wien. **58**. 633 (1891). — *Bonhöffer*: *Pflügers* Archiv. **47**. 125 (1890). — *Paukul*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 100 (1904). — [3]) Vgl. hierzu *Knoll*: Denkschrift d. Akad. d. Wissensch., Wien, math.-naturw. Kl. **55**. 633 (1891). — [4]) *G. Embden* u. *Lawaczek*: Z. f. physiol. Chemie. **125**. 199 (1923); Biochem. Z. **127**. 181 (1923). — *K. Hotta:* Z. f. physiol. Chemie. **125**. 220 (1923). — [5]) Vgl. hierzu *Pekelharing* u. *van Hoogenhuyze*: Z. f. physiol. Chemie. **64**. 262 (1909). — *O. Riesser*: Ebenda. **120**. 189 (1922). — *O. Riesser* u *Hamann*: Ebenda. **143**. 59 (1925). — [6]) *G. Embden* u. *Adler*: Z. f. physiol. Chemie. **113**. 201 (1921). — *F. Cohn*: Ebenda. **113**. 253 (1921). — [7]) Vgl. hierzu auch *Gleiss*: *Pflügers* Archiv. **41**. 69 (1887). — *W. M. Fletcher*: J. of physiol. **47**. 361 (1914). — [8]) Vgl. hierzu *H. Kronecker* u. *W. Stirling:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1 (1878). — *E. Paukul:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 100 (1904). — *Heinrich Fischer: Pflügers* Archiv. **125**. 541 (1908). — [9]) *A. Kohlrausch*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 283 (1912). — [10]) *A. Rösner*: *Pflügers* Archiv. **81**. 105 (1900). — [11]) *R. Lankester*: *Pflügers* Archiv. **4**. 315 (1871). — *Ranvier*: C. r. de l'acad. des sc. **77**. 1030 (1873); **104**. 79 (1887). — [12]) Vgl. über das verschiedene Verhalten der roten und weißen Muskulatur gegenüber verschiedenen Stoffen (Veratrin, Physostigmin, Ammoniak) bei *Otto Riesser: Pflügers* Archiv. **190**. 137 (1921). — [13]) Leider liegen eindeutige, vergleichende Versuche über den Gaswechsel des weißen und roten Muskels noch nicht vor. Es scheint, daß der letztere mehr Sauerstoff verbraucht als der weiße. Vgl. *F. Battelli u. L. Stern*: Biochem. Z. **46**. 317 (1912). — Vgl. auch *Ahlgren*: Skand. A. f. Physiol. **41**. 1 (1921). — *D. M. Moyle*: Biochem. j. **18**. 351 (1924).

Ganz besonderes Interesse hat von jeher die Struktur der Fibrillen der quergestreiften Muskeln erweckt. Wir wissen, daß die Muskelfasern sich verkürzen können, wobei sie zugleich dicker werden. Wir bezeichnen diesen Zustand als den der Kontraktion. Er geht beim Aufhören der Zuleitung von Reizen bzw. von Erregungen wieder in den Ausgangszustand zurück (vgl. hierzu S. 152 ff.). Es interessiert uns, zu erfahren, was für Vorgänge zum Kontraktionszustand führen. Als Grundlage zu ihrer Erkenntnis benötigen wir einen genauen Einblick in die feinere Struktur der Muskelfasern und insbesondere auch der Fibrillen. Es ist nun außerordentlich schwierig, aus den vorliegenden Schilderungen ihres Baues ein klares Bild zu gewinnen. Es liegt dies daran, daß die meisten Beobachtungen an fixierten Muskelpräparaten gemacht worden sind. Nun werden bei dem Vorgang der Fixierung alle ihr unterworfenen Gebilde verändert. Bei den Muskelfasern ist dieser Einfluß besonders groß. Maßgebend für die Annahme einer bestimmten Struktur können nur an lebensfrischen Muskelfasern gewonnene Beobachtungen sein[1]). Leider verfügen wir in dieser Hinsicht nur über wenige eindeutige Befunde. Dazu kommt noch, daß die Fibrillen, deren Verhalten im Zustand der Verkürzung und der Erschlaffung von ganz besonderem Interesse ist, der direkten Beobachtung besonders schwer zugänglich sind.

Abb. 85.

Aus einem dünnen Längsschnitt durch eine ruhende Muskelfaser vom Kaninchen (M. adductor magnus). *J*, *Q*, *Z* vergleiche Text. *K* = Kern, *j* = isotrope Substanz, *h* = *Hensen*scher Streifen (ein von *Hensen* zuerst beschriebener, im Querstreifen *Q* enthaltener, schmaler, schwächer lichtbrechender Streifen).

Betrachtet man optische „Längsschnitte" von überlebenden, ruhenden Muskelfasern, dann fallen in regelmäßiger Abwechslung sich folgende dunklere und hellere Bänder, die quer zur Faserrichtung gestellt sind, auf. Ihnen verdankt die in Frage stehende Muskulatur die Bezeichnung „quergestreift". Die helleren Streifen werden mit dem Buchstaben *J* und die dunkleren mit *Q* bezeichnet (nach *Rollett*[2]). (Vgl. Abb. 85[3]). In der Mitte des Bandes *J* ist noch eine Schicht Z als schmale, stark lichtbrechende Linie unterschieden worden[4]). Sie soll nicht nur auf die Fibrillen beschränkt sein, vielmehr das ganze Sarkoplasma durchsetzen. Sie wird als eine feine Membran geschildert (*Krause*sche Grundmembran genannt[5]).

---

[1]) *Th. W. Engelmann*: *Pflügers* Archiv. **7**. 33 (1875). — [2]) *Rollett*: Denkschrift d. Akad. d. Wissensch., Wien, math.-naturw. Kl. **49**. 81 (1885); **51**. 23 (1886); **58**. 41 (1891). — [3]) Entnommen *Josef Schaffer*: Lehrbuch der Histologie und Histogenese. 2. Aufl., S. 199. Wilhelm Engelmann, Leipzig 1922. — [4]) Vgl. u. a. *W. Krause*: Z. f. rationelle Medizin. **33**. (3) 265 (1868); **34**. 110 (1869); Z. f. Biologie. **5**. 411 (1869); **6**. 453 (1870); **7**. 104 (1871); *Pflügers* Archiv. **7**. 508 (1873). — *M. Heidenhain*: Ergebnisse der Anat. u. Entwicklungsgesch. **8**. (1898); **10**. (1900). — *G. Häggquist*: Anat. Anz. **53**. Ergänzungsheft 71 (1920). — *Marcus*: Anat. Anz. **52**. 410 (1920); **55** (1922). — *Hans Stübel*: *Pflügers* Archiv. **180**. 209 (1920). — [5]) Nach *O. W. Tiegs* (Australian j. of exp. biol. and med. science. **1**. 11 [1924]) besteht die *Krause*sche Membran aus zwei Spiralen. Die Querstreifung soll gleichfalls durch zwei sehr eng gewundene Spiralen gebildet sein, die von einem Ende der Faser zum anderen verlaufen. Es

Es ist fraglich, ob die zuletzt genannte Z-Schicht vorgebildet ist[1]). Betrachtet man lebende Muskelfasern im polarisierten Licht, dann erscheint die *Q*-Schicht als doppel- und die *J*-Schicht als einfachbrechend. Neben der Querstreifung läßt sich auch eine sehr feine Längsstreifung feststellen. Sie ist besonders in der *Q*-Schicht deutlich erkennbar. Sie entspricht mit größter Wahrscheinlichkeit den Fibrillen[2]). Strittig ist, ob und, wenn ja, in welcher Weise die einzelnen Fibrillen untereinander in Verbindung stehen. Es werden feste Querverbindungen angenommen[3]). Von grundlegender Bedeutung ist eine Klarstellung des physikalischen Zustandes der Fibrillen. Handelt es sich um feste Gebilde oder um solche, die dem flüssigen Aggregatszustand mehr oder weniger nahestehen? Der Umstand, daß die Fibrillen außerordentlich widerstandsfähig sind, spricht in hohem Maße für eine festgefügte Struktur[4]).

Kontrahiert sich eine Muskelfaser, dann bemerkt man, daß die von dem Kontraktionsvorgang betroffene Stelle im ganzen dicker wird. Die Querstreifung wird dabei enger und tritt zugleich stärker hervor. Es lassen sich auch in diesem Zustand der Muskelfaser die Schichten *Q* und *J* erkennen. Von größtem Interesse ist nun die Feststellung, daß die gesamte Verkürzung auf die doppelbrechende Schicht *Q* entfällt. Die *J*-Schicht nimmt an ihr nicht nur nicht teil, vielmehr wird sie sogar noch etwas höher[5]). *Hürthle*[6]) stellt sich vor, daß bei der Kontraktion Sarkoplasma von Schicht *Q* zur *J*-Schicht übertritt[7]). Das gesamte Volumen des Muskels erfährt dabei eine geringe Verminderung. Sie erreicht beim Tetanus schon am Anfang ihr Maximum und bleibt bis zu seinem Ende[8]) bestehen. Weitere Beobachtungen haben ergeben, daß die Volumenverminderung der Kontraktion vorauseilt[9]).

In diesem Zusammenhang fesselt die Beobachtung unser Interesse, daß Neutralsalzlösungen in überlebenden Muskelfasern charakteristische Änderungen hervorrufen[10]). Sie betreffen in erster Linie die Querstreifung und beruhen auf der Hervorrufung einer Kontraktion. Das Studium des Verhaltens der einzelnen Kationen ergab eine völlige Übereinstimmung mit jenen Befunden, die beim Studium des Einflusses von Alkali- und Erdalkalisalzen auf die Erregbarkeit des Muskels erhalten worden sind. Es zeigte sich, daß sich jene nach dem Einfluß auf diese in die

---

bleibt abzuwarten, ob die von *Tiegs* gegebene Darstellung des Baues der quergestreiften Muskelfaser in allen Teilen zutrifft. Ist das der Fall, dann erhält das Problem des der Muskelkontraktion zugrunde liegenden Geschehens eine ganz andere Grundlage, als es bisher der Fall war. — [1]) Vgl. hierzu *v. Brücke*: Denkschrift d. Akad. d. Wissensch., Wien, math.-naturw. Kl. **15**. 69 (1858). — *Exner*: *Pflügers* Archiv. **40**. 360 (1887). — *Hürthle*: *Pflügers* Archiv. **125**. 1 (1909). — *Edward B. Meigs*: Z. f. allgem. Physiol. **8** 81 (1908). — [2]) *Rollett*: Denkschrift d. Akad. f. Wissensch., Wien. math.-naturw. Kl. **51**. 52 (1886). — *Wagner*: Arch. f. mikroskop. Anat. **10**. 293 (1874). — *K. Hürthle*: *Pflügers* Archiv. **125**. 1 (1909). — [3]) Siehe Fußnote [5]) auf S. 224. — [4]) Vgl. hierzu *Biedermann:* Ergebnisse der Biologie. **2**. 401 (1927). Hier findet sich das ganze Problem des Zustandes der Fibrillen unter Angabe der Literatur eingehend besprochen. — [5]) Vgl. hierzu auch *Th. W. Engelmann*: *Pflügers* Archiv. **18**. 1 (1878). — Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 25 (1907). — [6]) *K. Hürthle*: *Pflügers* Archiv. **125**. 52 (1909). — [7]) Vgl. hierzu auch *Max Rubner*: Abhandl. d. preuß. Akad. d. Wissensch., physik.-math. Kl. Nr. 1 (1922). — [8]) Vgl. *E. Ernst*: *Pflügers* Archiv. **209** 613 (1925); **213**. 131 (1926). — [9]) *E. Ernst: Pflügers* Archiv. **213**. 144 (1926). — [10]) *K. Zeiger* u. *H. Schreiber: Pflügers* Archiv. **215**. 386 (1927).

folgende Reihe — von Na aus fallend — bringen lassen[1]): Na > Li > Cs > Rb > K und Mg > Ca, Sr > Ba. Die Anionen beeinflussen die Muskelerregbarkeit in der folgenden Reihenfolge ungünstig[2]): SCN < J < NO_3, Br < Cl < CH_3COO < SO_4, Tartrat < Zitrat. In der gleichen Anordnung ist ihr Einfluß auf die Beschaffenheit der Struktur der Muskelzellen nachweisbar, d. h. die Vorstellung von *Höber*[3]), wonach die Kationen und Anionen dadurch die Erregbarkeit des Muskels beeinflussen, daß sie Einfluß auf den Zustand kolloider Anteile der erregbaren Gebilde haben, ist durch die direkte Feststellung von Strukturänderungen bestätigt. Außer den erwähnten Wirkungen und den schon S. 172 geschilderten Beziehungen zum Ruhestrom sind noch solche zum Stoffwechsel festgestellt worden. Es konnte gezeigt werden, daß der Abbau jener in den Muskelzellen enthaltenen Verbindung — Laktazidogen genannt —, die bei ihrem Zerfall Milchsäure und Phosphorsäure liefert — wir kommen auf diesen Vorgang noch mehrfach zurück — durch die Halogenide der Alkalien beeinflußt werden kann[4]). Sie begünstigen ihre Zerlegung in der Reihenfolge Cl < Br < NO_3 < J < SCN. Sehr wenig fördernd wirkt SO_4, gar nicht Nitrat. Fluorionen sollen im Gegenteil eine Synthese von Laktazidogen aus den Bausteinen bewirken[5]). Von den Kationen verhalten sich Na, K, NH_4 und Mg annähernd indifferent. Ca dagegen begünstigt die Bildung des Laktazidogens. Zugleich befördert es den Abbau von Glykogen, wodurch Material — das für die Synthese der genannten Verbindung notwendige Kohlenhydrat — zur Verfügung gestellt wird. Wir werden bald erfahren, daß alle diese Beobachtungen von größter Wichtigkeit für die Auffassung des den kontrahierten Zustand des Muskels bedingenden und begleitenden Geschehens geworden sind. Es zeigt sich auch hier, daß keine Beeinflussung von vorhandenen Bedingungen und Wechselbeziehungen möglich ist, die nur eine bestimmte Zellphase und die mit ihr verknüpften Funktionen betrifft, vielmehr zieht eine Veränderung andere nach sich.

Sind unsere Kenntnisse von der feineren Struktur und ihren Veränderungen bei verschiedenen Funktionszuständen der quergestreiften Muskelfaser noch in vieler Hinsicht nicht zufriedenstellend, so ist das in noch viel höherem Maße bei der glatten Muskulatur der Fall. Die lebensfrische, glatte Muskelfaser erscheint homogen[6]). Erst nach erfolgter Fixierung kommt eine Längsstreifung zum Vorschein. Sie wird als durch Fibrillen hervorgerufen betrachtet[7]). Es ist leicht verständlich.

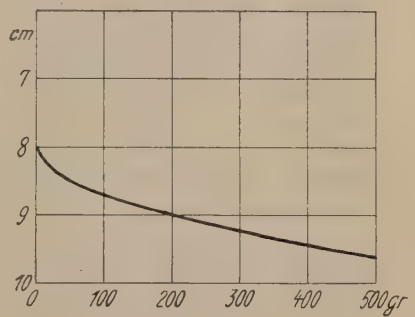
---

[1]) Vgl. hieru *Overton: Pflügers* Archiv. **92**. 346 (1902); **105**. 176 (1904). — *R. Höber: Pflügers* Archiv. **120**. 496 (1907). — Vgl. über den Einfluß von Kationen auf die Quellung von Muskeln *E. Gellhorn: Pflügers* Archiv. **200**. 583 (1923). — [2]) *C. Schwarz: Pflügers* Archiv. **117**. 161 (1907). — [3]) *R. Höber: Pflügers* Archiv. **106**. 599 (1905). — [4]) *G. Embden* u. *Lehnhartz:* Z. f. physiol. Chemie. **134**. 243 (1924). — *H. Lange:* Ebenda. **137**. 105 (1924). — *G. Embden* u. *C. Haymann:* Ebenda. **137**. 154 (1924). — *G. Embden* u. *Hentschel:* Biochem. Z. **156**. 343 (1925). — [5]) Vgl. hierzu auch *H. v. Euler, K. Myrbäck* u. *S. Karlsson:* Z. f. physiol. Chemie. **143**. 243 (1925). — *S. Andrews:* Biochem. j. **19**. 242 (1925). — Vgl. einen gegenteiligen Befund bei *O. Meyerhof:* Biochem. Z. **187**. 462 (1926). — [6]) Vgl. *M. R. Lewis* u. *W. H. Lewis:* Americ. j. of physiol. **44**. 67 (1917); General cytology. 395. Ed. Cowdray, Chicago 1924. — [7]) Vgl. hierzu *P. Schultz:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 310 (1897). — *O. W. Tiegs:* Austral. j. of experim. biol. and med. sc. **1**. 131 (1924); **2**. 1, 157 (1925). — *G. Roskin:* Arch. f. Zellforschung. **17**. 368 (1923); Z. f. Zellforschung. **2**. 766 (1925).

daß infolge der bisherigen Unmöglichkeit, bestimmte Strukturen an der lebenden glatten Muskulatur zu erkennen, der Einblick in das dem Kontraktionsvorgang zugrunde liegende Geschehen besonders schwierig ist[1]). Es liegen denn bis jetzt auch keine eindeutigen Ergebnisse vor. Angenommen wird, daß er mit einem Austritt von Flüssigkeit aus den Muskelzellen verknüpft sei[2]), und zwar im Anschluß an eine Änderung der Durchlässigkeit von Zellgrenzschichten[3]).

Betrachtet man die verschiedenen Muskelfasern, dann gewinnt man den Eindruck, als bedeute die glatte Muskulatur eine einfachere Entwicklungsstufe als die quergestreifte. Es ist bei ihr die Differenzierung des Zytoplasmas noch wenig ausgesprochen. Die glatte Muskulatur, die wir in ihrer besonderen Funktion — Magendarmkanal, Blut- und Lymphgefäße, Respiration- und Urogenitalapparat u. s. w. — bereits kennengelernt haben, führt nur langsame Bewegungen aus. Hierzu ist zu bemerken, daß sich in dieser Hinsicht recht große Unterschiede zeigen. Es stellt die glatte Muskulatur in ihrem ganzen Verhalten keine funktionelle Einheit dar. Eine Übergangsstellung zur Skelettmuskulatur nimmt die Herzmuskulatur ein[4]).

Abb. 86.



Wir wollen uns nunmehr den Eigenschaften des Muskelgewebes zuwenden, und im Anschluß daran uns die Frage vorlegen, inwieweit wir diese aus seinem feineren Bau und seiner chemischen und physikalisch-chemischen Struktur erklären können. Beginnen wir zunächst mit den mechanischen Eigenschaften des quergestreiften Muskels, und zwar wollen wir nur jener gedenken, die in unserem Organismus zur Auswirkung kommen. Dahin gehört in erster Linie die Zugelastizität und insbesondere die Dehnbarkeit des Muskels in der Richtung seiner Faserung[5]). Wird ein ruhender Muskel belastet, dann nimmt er innerhalb gewisser Grenzen der Belastung an Länge zu. Schon *E. Weber*[6]) beobachtete, als er einen Muskel mit steigenden Gewichten

[1]) Vgl. u. a. *Biedermann*: *Pflügers* Archiv. **107.** 15. (1905). — *Lillie*: Americ. j. of physiol. **16.** 147 (1906). — *O. v. Fürth*: Ergebnisse d. Physiol. **17.** 363 (1919). — *Stübel*: *Pflügers* Archiv. **151.** 115 (1913). — [2]) *Meigs*: Americ. j. of physiol. **22** 477 (1908); **29.** 317 (1912). — [3]) Vgl. auch *O. W. Tiegs*: Australian j. of experim. biol. and medical science. **1.** 131 (1924). — Vgl. weitere Literatur über den Bau und die Inhaltsstoffe der glatten Muskulatur bei *C. Lovatt Evans:* Physiol. abstracts. **6.** 358 (1926). — [4]) Vgl. ihre Schilderung, Physiologie II, Vorlesung 6. — [5]) Die Torsionselastizität ist auch bestimmt worden, doch kommt sie normalerweise kaum in Betracht. Vgl. u. a. *Lindhard* u. *J. P. Möller:* J. of physiol. **61.** 73 (1926). — *A. V. Hill:* J. of physiol. **61.** 496 (1926). — Vgl. zu dem ganzen Probleme *Rudolf Dittler*: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden (herausgegeben von *Emil Abderhalden*). Abt. V, Teil 5 A. 1. Urban & Schwarzenberg, Berlin u. Wien 1922. — [6]) *E. Weber* im Handwörterbuch der Physiologie (herausgeg. von *Wagner*). **3.** (2). 68. Friedr. Vieweg 1846. — Vgl. auch *M. G. Wertheim*: Ann. de chim. et de physique **31.** (3). 385 (1847). — *Dreser*: Arch. f. experim. Path. u. Pharmakol. **27.** 50 (1890). — *T. G. Brodie*: J. of. anat. and physiol. **29.** 367 (1895). — *B. Haykraft*: J. of physiol. **31** 392 (1904). — *T. Christen*: *Pflügers* Archiv. **142.** 15 (1911).

belastete, daß ein Gewichtszuwachs eine um so geringere Längenzunahme bewirkt, je mehr er zuvor schon gedehnt ist. In Abb. 86. S. 227, ist das Ergebnis eines solchen Versuches wiedergegeben. Auf der Abszisse ist das dem Muskel angehängte Gewicht und auf der Ordinate die Längenzunahme eingezeichnet. Man erkennt aus der Dehnungskurve, daß vom Muskel zunächst der Dehnung wenig Widerstand entgegengesetzt wird. Er wächst mit ihrer Zunahme. Dieser Befund besagt, daß die Elastizität des Muskels bei Beginn der Dehnung gering ist, um dann mit der Dehnungszunahme mehr und mehr anzusteigen. Es nimmt dabei der Elastizitätsmodul[1]) schon bei mäßiger Belastung um das mehr als Hundertfache zu. Bei der eben geschilderten Art des Dehnungsversuches bemerkt man, daß der Muskel bei der angewandten Belastung nicht sofort eine bestimmte, bleibende Länge annimmt, vielmehr nimmt diese bei gleichbleibendem Zug zunächst noch weiter zu, um dann schließlich den endgültigen Dehnungszustand zu erreichen. Man hat von einer Nachdehnung gesprochen. Entlastet man den Muskel, dann kehrt er nicht sofort zur Länge der Ausgangslage zurück, vielmehr verbleibt zunächst ein „Dehnungsrückstand“[2]). Schließlich kann jene vollkommen erreicht werden. Unter normalen Verhältnissen, d. h. innerhalb des Organismus, verhalten sich die Muskeln wie vollkommen elastische Gebilde, d. h. sie kehren zur Ausgangslänge zurück. Der Umstand, daß der isolierte Muskel nach Fortnahme der Last, die ihn gedehnt hat, einen Dehnungsrückstand zeigt, hängt wahrscheinlich mit durch die Dehnung bewirkten Strukturänderungen des Muskelgewebes zusammen. Die Nachdehnung weist höchstwahrscheinlich auch auf solche hin. Dazu kommt, daß der ausgeschnittene Muskel als solcher dem in Zusammenhang mit dem Kreislauf u. s. w. stehenden nicht gleichzusetzen ist. Die Rückkehr zur Ausgangslage mit ihren besonderen elastischen Eigenschaften verlangt Umstellungen innerhalb des Muskels, die leicht gestört sein können, wenn er sich unter nicht normalen Bedingungen befindet. Tiefgehende Änderungen erfährt der Muskel in seinen elastischen Eigenschaften, sobald er nach Unterbrechung von Erregungszuleitungen — Durchtrennung von Nerven, Ausfall von zugehörigen Zentren u. s. w. — degeneriert. Es muß alles vermieden werden, solche Muskeln einem Zuge auszusetzen. Es kommt sonst leicht zu Überdehnungen. Der Muskel wird zu lang! Erholt er sich nach Wiederherstellung der Innervation, dann versagt er mehr oder weniger in seiner Funktion, weil trotz Kontraktion der Verkürzungsgrad nicht ausreicht, um eine genügende Annäherung jener beiden Stellen herbeizuführen, an denen er angeheftet ist. Es sei gleich hier angefügt, daß die glatte Muskulatur die gleichen mechanischen Eigenschaften, wie die quergestreifte,

[1]) Der Elastizitätsmodul ist das Maß der elastischen Kraft eines Materiales. Er wird durch den Quotienten $\frac{P}{l}$, wobei P die einwirkende Kraft (ausgedrückt in Dynen) und l die Verlängerung (ausgedrückt in Zentimetern) bedeutet, dargestellt. — [2]) Man hat auch von einer Nachschrumpfung gesprochen. Dieser Ausdruck ist mißverständlich und wird deshalb besser ausgemerzt.

aufweist, jedoch in anderem Ausmaße. Belastet man glatte Muskeln, dann fällt zunächst die starke Dehnbarkeit auf. Wirkt ein kleines Gewicht lange genug auf einen glatten Muskel ein, dann kann schließlich der gleiche Grad der Dehnung erreicht werden, wie wenn ein größeres Gewicht kürzere Zeit einen Zug ausübt[1]).

Will man Dehnungskurven von Muskeln gewinnen, die von der Nachdehnung und vom Dehnungsrückstand unbeeinflußt sind, dann ist es erforderlich, die Belastung und Entlastung rasch hintereinander auszuführen[2]). Hierbei erkennt man, daß die Entlastungskurve stärker gekrümmt ist als die Belastungskurve. *A. Fick*[3]) hat die Dehnungskurve zur Bestimmung der vom Muskel geleisteten Deformationsarbeit verwendet. Es zeigte sich, daß sie bei der Entspannung nicht vollständig zurückgewonnen werden kann. Der fehlende Anteil an jener Arbeit wird offenbar zur Überwindung von Widerständen verwendet, die das Muskelgewebe der Deformation in seinem Innern darbietet. Er wird in Wärme verwandelt.

Betrachtet man das Verhalten des aus dem Körper entfernten Muskels bei Einwirkung von Zug in der Längsrichtung seiner Fasern, dann erkennt man die Analogie mit demjenigen von organischen elastischen Substraten, wie z. B. von Leim, Kautschuk u. s. w. Vor allem sei betont, daß auch andere Gewebe mit elastischen Eigenschaften sich ganz ähnlich, wie das Muskelgewebe, verhalten. Es ist ganz offenbar das zusammengesetzte System von in verschiedenem Zustand befindlichen Substraten, das das erwähnte Verhalten gegenüber ausgeübtem Zug bedingt. Der ganze Vorgang der Deformation ist sicherlich kein einfacher. Den dehnenden Kräften wirken andere entgegen und setzen sich mit ihnen schließlich ins Gleichgewicht. Vor allem dürften dabei Verschiebungen zwischen dem im Gewebe vorhandenen „freien" und dem von kolloiden Teilchen aufgenommenen Wasser eine Rolle spielen, wobei der Quellungsdruck der letzteren entsprechende Veränderungen erfährt. Er steigt mit der Zunahme der Dehnung rasch an und bedingt so das Ansteigen der Elastizität. Von tiefer gehendem Geschehen bei der Dehnung berichtet die Beobachtung, daß während ihres Bestehens die CO_2-Bildung vermehrt ist[4]). Ferner hat Sauerstoffzufuhr Einfluß auf den Verlauf der Dehnung des Muskels[5]).

Uns interessieren in erster Linie die Eigenschaften des im Körper unter normalen Verhältnissen stehenden Muskelgewebes. Es befindet sich, wie man leicht an dem beim Einschneiden oder Durchschneiden eines Muskels auftretenden Zurückweichen der durchtrennten Muskelteile erkennen kann, in einem gewissen Dehnungszustand[6]). Dieser Umstand ist von großer Bedeutung, ermöglicht er doch bei Einsetzen der Kontraktion des Muskels eine rasche Wirkung auf jene Knochen-

[1]) Vgl. u. a. *H. Triepel*: Einführung in die physikal. Anatomie. Wiesbaden 1902. — *P. Schultz*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 11 (1903). — [2]) Vgl. hierzu *M. Blix*: Skand. Arch. f. Physiol. **3**. 295 (1892); **4**. 399 (1893); **5**. 150 (1895). — [3]) *A. Fick*: Untersuchungen über Muskelarbeit. Basel 1867; Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskeltätigkeit. F. A. Brockhaus, Leipzig 1882. — [4]) Vgl. *N. B. Eddy* u. *A. W. Downs*: Americ. j. of physiol. **56**. 182. 188 (1921). — [5]) *T. G. Brodie*: J. of anat. and physiol. **29**. 367 (1895). — [6]) Vgl. hierzu u. a. *M. Zchakaia*: *Pflügers* Archiv. **215**. 457 (1927).

teile, mit denen er in Verbindung steht[1]). Versuche, Einblick in die elastischen Eigenschaften der in situ befindlichen Muskeln zu erhalten, haben aus einer ganzen Reihe von Ursachen heraus keine befriedigenden Ergebnisse gezeitigt[2]). Zunächst spielt der vorhandene Tonus des Muskels eine Rolle. Weiterhin ergeben die Beeinflussung der Blutversorgung, Ermüdungserscheinungen u. s. w. zur Zeit noch unübersehbare Komplikationen.

Überblicken wir das über die elastischen Eigenschaften des Muskels Mitgeteilte, dann erkennen wir deren Anpassung an vorhandene Beanspruchungen[3]). Die beim Beginn der Dehnung geringe Elastizität verhütet schädliche Wirkungen plötzlicher Belastungen. Der sich geltend machende, zunächst geringe und dann mehr und mehr zunehmende Widerstand des Muskels wirkt sich gegenüber der Dehnung wie eine Federung aus. Der Umstand, daß die elastischen Eigenschaften des Muskelgewebes veränderlich sind, legt den Gedanken nahe, daß der in Tätigkeit befindliche Muskel gegenüber seiner Ruheeinstellung Besonderheiten aufweist, ist doch die Elastizität der Ausdruck seiner besonderen inneren Struktur, und diese wiederum ist von seinem Funktionszustand abhängig. Gelänge es, die Beziehungen zwischen dem Grade der Elastizität und bestimmten Veränderungen innerhalb der Muskelzellen bzw. bestimmter Anteile davon ausfindig zu machen, dann würde sich mit größter Wahrscheinlichkeit ein Einblick in jene Vorgänge ergeben, die dem Kontraktionszustand zugrunde liegen. Vor allem interessiert es uns, Beziehungen des erregten und nicht erregten Zustandes des Muskels zu bestimmten seiner Eigenschaften kennenzulernen und so unter anderem auch zu seiner Elastizität. Wir können das ganze Problem auch, wie folgt, fassen. Stellt das Muskelgewebe im erregten Zustand gegenüber dem ruhenden etwas ganz Andersartiges dar? Handelt es sich in beiden Fällen um Substrate mit anderen elastischen Eigenschaften? Der Versuch hat ergeben, daß die Verhältnisse nicht einfach liegen. Wir können den Muskel sich frei kontrahieren lassen, wobei er kürzer und dicker wird, oder aber es bleibt seine Länge im Zustand seiner Tätigkeit unverändert. Im ersteren Falle bleibt die Spannung des Muskels gleich, während sie im letzteren Falle eine Zunahme erfährt. Man nennt dementsprechend die erstere Art der Muskeltätigkeit die isotonische und die letztere die isometrische. In beiden Fällen lassen sich die elastischen Eigenschaften prüfen[4]). Es hat sich gezeigt, daß der Elastizitäts-

[1]) Vgl. *Ed. Weber*: Handwörterbuch der Physiol. (herausgeg. von *Wagner*). **3.** (2) 68 (1846). — [2]) *A. Mosso*: Arch. ital. de biol. **25.** 349 (1896). — *Benedicenti*: Ebenda. **25.** 395 (1896); **28.** 127 (1897). — *J. W. Langelaan*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 107 (1901). — [3]) Vgl. hierzu u. a. *Malmström:* Skand. Arch. f. Physiol. **6.** 236 (1895). — [4]) Vgl. hierzu *L. Hermann:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 369 (1861). — *A. Fick*: Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskeltätigkeit. F. A. Brockhaus, Leipzig 1882. — *J. v. Kries*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 348 (1880); 1 (1892). — *M. Blix*: Skand. Arch. f. Physiol. **5.** 150 (1895). — *Santesson*: Skand. Arch. f. Physiol. **1.** 1 (1889); **3.** 381 (1892); **4.** 46 (1893). — Vgl. auch *C. L. Evans* and *A. V. Hill*: J. of physiol. **49.** 10 (1914/15). — *Y. Doi:* J. of physiol. **54.** 218 (1920). — *O. Beck*: *Pflügers* Archiv. **193.** 495 (1921/22). — *J. Schleier: Pflügers* Archiv. **197.** 543 (1923). — *A. Bethe*: *Pflügers* Archiv. **205.** 63 (1924). — *H. S. Gasser* u. *A. V. Hill:* Proceed. royal soc. of London.

modul bei passiver Spannungserzeugung am ruhenden Muskel zuerst rasch und dann immer langsamer zunimmt. Bei isotonischer Dauerverkürzung bleibt er unverändert. Die während des isometrischen Tetanus auftretende Änderung der elastischen Eigenschaften entspricht jener, die dann eintreten würde, wenn die gleiche Spannungsänderung passiv hervorgebracht würde[1]). Es ist leicht einzusehen, daß keine einfachen Beziehungen zwischen dem Tätigkeitszustand eines Muskels und seinen elastischen Eigenschaften herrschen können. Betrachten wir die Eigenschaft des Muskels, elastisch zu sein, als Ausdruck seiner inneren Struktur, und bedenken wir, daß diese veränderlich ist — Umstellung der Wasserverteilung als Gegenwirkung zum Einfluß des dehnenden Zuges, Veränderung der Durchlässigkeit von Zellgrenzschichten und Änderung in der Ionenverteilung und ihrer Konzentration, verknüpft mit einer solchen des gesamten physikalischen Zustandes kolloider Teilchen unter den im Erregungszustand sich herausbildenden Konstellationen (z. B. Änderung der inneren Reibung — der Viskosität) —, dann wird verständlich, daß je nach dem Tätigkeitszustand des Muskels die mechanischen Eigenschaften der Muskelsubstanz in verschiedenem Ausmaße Änderungen erleiden. Diese sind ohne Zweifel von großer Bedeutung für das ganze Verhalten des tätigen Muskels.

Mancherlei Beobachtungen weisen darauf hin, daß innerhalb des Muskelgewebes — wieweit die, wie S. 220 erwähnt, in besonderer Weise angeordneten Bindegewebsanteile beteiligt sind, ist noch nicht geprüft — und in erster Linie in den Muskelzellen selbst Umstellungen von Zustandsformen vor sich gehen, die es ermöglichen, immer wieder angepaßt an besondere Anforderungen Gleichgewichte einzunehmen[2]). Ein genaues Studium der Beziehungen zwischen der Spannung des Muskels und seiner Verkürzung hat ergeben, daß beide nicht in einem festen Abhängigkeitsverhältnis zueinander stehen. Es waren zunächst insbesondere Beobachtungen an glatten Muskeln[3]), die zu der Vorstellung führten, daß Spannung und Verkürzung ganz unabhängig voneinander sein können, d. h. beide bedeuten eine für sie besondere Konstellation der inneren Struktur der Muskelzelle. Wir haben wiederholt von einem Tonus der Muskulatur gesprochen und zum Ausdruck gebracht, daß ihm ein bestimmtes physikalisch-chemisches Geschehen innerhalb der Muskelzellen zugrunde liegt. Wir kommen auf das Problem des Tonus noch eingehend zurück. Hier wollen wir nur im Zusammenhang mit der Erörterung der mechanischen Eigenschaften des Muskels zum Ausdruck bringen, daß diese in mannigfacher Weise beeinflußt werden können. In besonders eindringlicher Weise zeigt die folgende Beobachtung, daß der Ausdruck Ruhezustand und Tätigkeitszustand eines

---

96 (B). 398 (1924). — *Wilh. Steinhausen*: Ebenda. **205.** 76 (1924). — Vgl. vor allem *Wallace O. Fenn*: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie (herausgegeben von *A. Bethe, G. v. Bergmann, G. Embden* u. *A. Ellinger*) **8.** (1). J. Springer, Berlin 1925. Hier findet sich weitere Literatur. — [1]) Vgl. hierzu *Wilh. Steinhausen*: *Pflügers* Archiv. **212.** 31 (1926). — [2]) Vgl. *A. Noyons* u. *J. v. Uexküll*: Z. f. Biol. **56.** 139 (1911). Hier finden sich weitere Literaturangaben. — [3]) *J. v. Uexküll*: Z. f. Biol. **33.** 24 (1896); **39.** 73 (1900); **44.** 269 (1903); Arch. néerl. de physiol. **7.** 195 (1922); *Pflügers* Archiv. **212.** 1 (1926).

Muskels nicht ohne weiteres einen bestimmten inneren Zustand desselben umfaßt, insbesondere kann der erstere einem ganz verschiedenen Spannungszustand entsprechen, weshalb es richtiger ist, in jedem Falle bei der Betrachtung von Veränderungen von Eigenschaften und von sonstigen Erscheinungen, die im Gefolge einer Verkürzung der Muskelzellen bzw. einer Spannungsänderung eintreten, von einem Ausgangszustand zu sprechen. Mit diesem Ausdruck ist nichts vorweggenommen. Betrachten wir eine Teichmuschel. Sie befindet sich innerhalb zweier Schalen, die mittels einer besonderen Muskulatur, genannt Schließmuskel, geschlossen werden können. Diese besteht aus zwei Anteilen, einem glashellen und einem weißen Strang[1]). Der erstere vermag die beiden Schalen der Muschel entgegen dem Zuge starker elastischer Bänder, die an ihnen angreifen, zu schließen. Ist der weiße Strang ausgeschaltet, dann erfolgt bald Ermüdung. Es zeigt sich dies bei ausschließlicher Wirkung des glashellen Muskels daran, daß die Schalen sich mit der Zeit mehr und mehr öffnen. Der elastischen Kraft der erwähnten Bänder fehlt mehr und mehr das Gegengewicht. Unter normalen Verhältnissen, d. h. wenn der erwähnte weiße Strang seine Funktionen entfalten kann, folgt der Kontraktion des glashellen Muskels eine dem Zug der elastischen Bänder entsprechende Einstellung des ersteren mit dem Erfolg, daß die Schalen in der angenommenen Lage gehalten werden. Sind sie z. B. teilweise geöffnet, dann besteht in diesem Zustand ein Gleichgewicht zwischen dem elastischen Zug der sog. Schloßbänder und dem weißen Strang der Schließmuskulatur. Wieder ein anderes Gleichgewicht ist erforderlich, wenn die Schalen ganz geschlossen sind. Wir können es dadurch zu stören versuchen, daß wir von außen z. B. durch Anhängen von Gewichten, einen Zug ausüben. Wir bemerken, daß die Muschel geschlossen bleibt, und zwar auch noch bei überraschend großen Zugeinwirkungen. Es muß somit der weiße Anteil des Schließmuskels der elastischen Kraft des genannten Bandes und der von außen im gleichen Sinne wie dieses einwirkenden Kraft das Gleichgewicht halten. Zunächst überrascht uns diese Feststellung nicht. Wir schließen aus der Tatsache, daß die Muschel den genannten Einwirkungen zu widerstehen vermag, daß der „weiße" Schließmuskel eine entsprechende Gegenkraft aufzubringen vermag. Als man den Versuch unternahm, die aufgewandte Arbeit genauer zu erforschen, bemerkte man, daß keinerlei Anzeichen für eine besondere Energieproduktion nachzuweisen waren. Der Gaswechsel blieb auf der Stufe des Ruhestoffwechsels[2]). Ferner vermißte man die Anzeichen des Erregungszustandes, nämlich Erregungsströme[3]). Sie waren immer nur dann nachzuweisen, wenn der Schließmuskel gezwungen wurde, den eingenommenen Gleichgewichtszustand zu ändern. Vor allem fehlten auch Erscheinungen der Ermüdung. Diese hochbedeutsamen Befunde führten zu dem Schlusse, daß im vorliegenden Falle der „weiße" Schließmuskel von Fall zu Fall, je nach der vorhandenen Beanspruchung, in einen bestimmten Spannungszustand übergeht, der dann erneut einen Ruhezustand darstellt.

[1]) *Marceau:* Arch. de zool. expér. et génér. (1909). — *J. v. Uexküll:* Z. f. Biol. **58**. 305 (1912). — [2]) *J Parnas*: *Pflügers* Archiv. **134**. 441 (1910). — *A. Bethe* Ebenda. **142**. 291 (1911). — [3]) *A. Fröhlich* u. *H. H. Meyer*: Zbl. f. Physiol. **26**. 269 (1912); Arch. f. exp. Pathol. u. Pharm. **79**. 55 (1915); **87**. 173 (1920).

Es bildet sich eine Dauerverkürzung, tonische Dauerkontraktion genannt[1]), aus, die äußerlich vollkommen einem Tetanus gleicht, sich jedoch von diesem grundsätzlich dadurch unterscheidet, daß alle Kennzeichen eines aktiven Zustandes, wie gesteigerter Stoffumsatz verknüpft mit erhöhtem Energiewechsel, Erregungsströme, fehlen. Der Muskel ist in seinem ganzen, eben eingenommenen Zustand etwas von allen anderen möglichen Spannungsgraden Verschiedenes. Er stellt in seinen mechanischen Eigenschaften und insbesondere in seinen elastischen in jedem Spannungszustand eine gegebene Größe dar und wirkt dann wie ein elastisches Band mit gegebener Elastizität rein passiv.

Es war nun die Frage zu entscheiden, ob dem erwähnten Befunde eine allgemeine Bedeutung zukommt, d. h. ob z. B. auch Muskeln unseres Organismus solche „Sperrvorrichtungen“[2]) aufweisen, die es ermöglichen, daß einem z. B. durch eine Last ausgeübten Zug das Gleichgewicht gehalten werden kann, ohne daß dabei Energie zur Umsetzung kommt. Wir haben seinerzeit wiederholt von der Funktion der Sphinkteren gesprochen und zum Ausdruck gebracht, daß sie je nach der vorhandenen Beanspruchung einen bestimmten Tonus aufweisen. Im Laufe der Zeit sind eine ganze Reihe von Beobachtungen mitgeteilt worden, die zeigen, daß neben Dauerverkürzungen, bei denen unausgesetzt aktive Vorgänge zu ihrer Unterhaltung eingreifen, auch solche möglich sind, bei denen diese fehlen[3]). Es ist auch bei quergestreiften Muskeln beobachtet worden, daß sich auf der Höhe einer eingenommenen Spannungsänderung Zustandsbedingungen herausbilden können, durch welche die Länge des Muskels in einer neuen Gleichgewichtslage festgelegt wird, und zwar ohne weitere aktive Vorgänge. Es ist ein Zustand erreicht, der so lange passiv festgehalten wird, bis es durch neue Einwirkungen zu einer Änderung kommt[4]). In dem erwähnten Gleichgewichtszustand kann der Muskel nur unter Anwendung größerer Gewichte, als zur Dehnung des erschlafften Zustandes erforderlich sind, über die angenommene Länge hinaus gedehnt werden. Daraus ergibt sich, daß seine Elastizität größer geworden ist. Die Feststellung, ob ein bestimmter Spannungs- und Verkürzungszustand einem aktiven oder passiven Vorgang entspricht, bereitet vielfach Schwierigkeiten. Befunde, die im Sinne einer Einstellung in Gestalt einer „gesperrten“ Dauerverkürzung gedeutet wurden, haben sich schließlich wiederholt als aktiv unterhalten erwiesen[5]). Wir kommen auf die ganze Frage des Wesens und der Bedeutung „passiver“ Dauerkontraktionen noch zurück. An dieser Stelle kam es uns nur darauf an, darzutun, daß die physikali-

[1]) *A. Bethe*: *Pflügers* Archiv. **142**. 291 (1911). — [2]) Vgl. hierzu *J. v. Uexküll*: Z. f. Biol. **37**. 334 (1899). — *J. v. Kries* (*Pflügers* Archiv. **190**. 90 [1921]) spricht von „Versteifung“. — [3]) Bei nach Vergiftung mit Tetanustoxin auftretender Muskelstarre lassen sich keine Aktionsströme in der betroffenen Muskulatur ableiten. Vgl. *Fröhlich* u. *H. H. Meyer*: l. c., Zitat [3]), S. 232. — *Semerau* u. *Weiler*: Zbl. f. Physiol. **33**. 96 (1918). — Bulbokapnin bewirkt gleichfalls tonische Kontrakturen. Solche spastischer Art gehören gleichfalls in das Gebiet der tonischen Muskelverkürzungen; (vgl. spastische Spinal-Lateralsklerose: *A. Bornstein* u. *Sänger*: Deutsche Z. f. Nervenheilkunde. **52**. 1 [1914]; spastische Spinalparalyse: *E. Grafe*: Deutsches Arch. f. klin. Med. **102**. 28 [1911]; Deutsche med. Wochenschr. **46**. 1349 [1920]). — [4]) *O. Beck*: *Pflügers* Archiv. **199**. 481 (1923). — *A. Bethe*: *Pflügers* Archiv. **199**. 491 (1923). — *J. v. Uexküll* u. *K. Stromberger*: *Pflügers* Archiv. **212**. 645 (1926). — Vgl. auch *Paul Hoffmann*: Z. f. Biol. **73**. 247 (1921). — [5]) Vgl. *H. Gessler* u. *K. Hansen*: Z. f. Biol. **84**. 591 (1926).

schen Eigenschaften der Muskulatur keine allgemein gegebenen sind, vielmehr ändern sie sich in Anpassung an ihren Funktionszustand[1]).

Der tätige Muskel erscheint weicher als der ruhende. Die größere Härte, die der tastende Finger wahrnimmt, ist durch die Spannung des kontrahierten Muskels bedingt. Die „Härte“[2]) hat von verschiedenen Gesichtspunkten aus Interesse erweckt. Es sind im Laufe der Zeit eine ganze Reihe von Methoden ausgearbeitet worden, um sie objektiv festzustellen. Sie steht in engem Zusammenhang mit der Elastizität des Muskels. Man kann sie als Druckelastizität[3]) ansprechen. Zu ihrer Bestimmung kann man entweder einen Druck (mittels eines Gewichtes, einer Feder) auf die Oberfläche des Muskels ausüben und die Tiefe des durch ihn hervorgebrachten Eindruckes messen[4]), oder aber es wird die Härte „dynamisch“ festgestellt[5]). Man läßt z. B. das Kopfende eines leichten, hammerartigen Hebels auf den Muskel fallen und verzeichnet seine Schwingungen. Je härter ein Muskel ist, um so größer ist deren Zahl. Es läßt sich mittels dieser Methoden verfolgen, in welchem Ausmaße sich die Druckelastizität mit dem Kontraktionszustand des Muskels verändert. Es zeigte sich, wie zu erwarten war, daß sie mit diesem zunimmt. Am Kaninchenmuskel sind bei direkter und indirekter Erregung maximale Härtezunahmen bis zu 77% beobachtet worden[6]). Ermüdung bedingt einen Härterückstand[7]). Er verschwindet mit der Erholung. Sehr interessant ist, daß sich die Härte des ruhenden Muskels durch willkürliche „Entspannung“ senken läßt[8, 9]). Alle diese Befunde stehen mit Zustandsänderungen in Zusammenhang, die insbesondere die im kolloiden Zustand befindlichen Anteile der Muskelfasern betreffen. Es

---

[1]) Vgl. hierzu u. a. *F. Marceau* u. *M. Limon:* J. de physiol. et de pathol. gén. **22**. 793, 800, 828 (1924). — [2]) Von jener Härte, die einen bestimmten Zustand der Druckelastizität darstellt, sind jene Resistenzänderungen zu unterscheiden, die das Ergebnis einer irreversiblen Zustandsänderung bzw. einer Strukturveränderung des Gewebes sind. Vgl. hierzu unter anderem die als Symptome des Muskelrheumatismus auftretenden Zunahmen der Muskelhärte des ruhenden Muskels. Vgl. hierzu *F. Lange* u. *G. Eversbusch*: Münchener med. Wochenschr. 418 (1921). — *Schade* (Ebenda. 95 [1921]) spricht von Myogelose. Leichte Grade davon finden sich beim Klammwerden der „steifgefrorenen Hände“. — [3]) *Gildemeister* (l. c.) spricht von Resistenz. Sie stellt eine Funktion verschiedener Größen dar. Vgl. hierzu *W. Steinhausen*: *Pflügers* Archiv. **205**. 76 (1924). — Vgl. auch die Versuche von *A. Bethe*: (*Pflügers* Archiv. **205**. 63 [1924]) über Zugresistenz. — [4]) Vgl. u. a. *A. Exner* u. *J. Tandler*: Mitteil. a. d. Grenzgeb. der Med. u. Chir. **20**. 458 (1909). — *Zwaardemaker*: Zbl. f. Physiol. **24**. 798 (1910). — *A. Noyons*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 319 (1910). — *A. Noyons* u. *v. Uexküll*: Z. f. Biol. **56**. 167 (1911). — *H. Mangold*: Arch. néerl. de physiol. **7**. 185 (1922). Hier findet sich weitere Literatur; ferner *Pflügers* Archiv. **196**. 200 (1922). — [5]) *Noyons*: l. c. Zitat [4]). — *M. Gildemeister*: Z. f. Biol. **63**. 183 (1914). — Vgl. auch *M. Gildemeister* u. *Luise Hoffmann*: *Pflügers* Archiv. **195**. 153 (1922). — [6]) *E. Mangold* u. *C. Detering*: *Pflügers* Archiv. **198**. 289 (1923). — [7]) *Mangold* u. *Detering*: *Pflügers* Archiv. **198**. 290 (1922). — *W. Hueck*: Z. f. d. ges. experim. Med. **43**. 298 (1924). — [8]) *W. Hueck*: l. c., Zitat [7]). — Vgl. auch *Kauffmann*: Z. f. d. ges. experim. Med. **29**. 443. (1922). — *A. Hosiosky*: Z. f. d. ges. exper. Med. **39**. 462 (1924). Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben. — *F. Kleinknecht* u. *H. Ballin*: Z. f. Biol. **85**. 85 (1926). — Über die Härte des Muskels bei Arbeitsleistungen vgl. *R. Müller*: *Pflügers* Archiv. **206**. 106 (1924). — [9]) Es ist auch die Zugfestigkeit von Muskeln bestimmt worden, und zwar wurde festgestellt, welches Gewicht von solchen gerade noch getragen werden kann, ohne daß Zerreißung eintritt. Vgl. u. a. *Wundt*: Die Lehre von der Muskelbewegung. F. Vieweg, Braunschweig. 119 (1858). — *Blix*: Skand. Arch. f. Physiol. **5**. 174 (1894). — *Petren*: Ebenda. **12**. 328 (1902).

handelt sich unter normalen Verhältnissen um solche reversibler Art. Leider vermögen wir ihnen zur Zeit nicht so zu folgen, wie es notwendig wäre, um tiefer in das ganze Geschehen innerhalb des Muskelgewebes bei verschiedenen Funktionszuständen hineinzusehen.

Wir wollen hier anschließend gleich zum Ausdruck bringen, daß es trotz unablässiger Bemühungen nicht gelungen ist, das Wesen der dem Kontraktions- und Erschlaffungszustand zugrunde liegenden Vorgänge aufzuklären. Man ist trotz unablässiger Bemühungen in das Geheimnis des den erwähnten Zuständen zugrunde liegenden Geschehens einzudringen, und großer Erfolge auf vielen Teilgebieten des Gesamtproblems vorläufig über bestimmte Vorstellungen nicht hinausgekommen. Wir wollen uns hier ausschließlich Ansichten zuwenden, die nicht im Widerspruch mit den an Muskelfasern in verschiedenen Funktionszuständen feststellbaren Strukturveränderungen und ihrem ganzen Bau stehen. Wir müssen bei jeder Annahme, die wir uns über das Wesen der dem Kontraktions- und Erschlaffungszustand zugrunde liegenden Vorgänge machen, von dem Zustand des gesamten Systems ausgehen, das von dem Inhalt der Muskelzelle dargestellt wird, d. h. es kommen nicht nur die leicht erkennbaren besonderen Strukturen in Frage, sondern es ist die Feinstruktur in Gestalt der kolloiden, in bestimmter Weise angeordneten Teilchen, ihr Zustand, in dem sich die Wechselbeziehungen zu den anderen Zellinhaltsstoffen ausprägen, maßgebend. Gelänge es, jeden einzelnen kolloiden Anteil der Muskelzellen in seinen besonderen Eigenschaften und vor allem in seiner Beeinflußbarkeit durch jene Bedingungen, die die einzelnen Funktionszustände hervorrufen, kennenzulernen, und wären wir ferner über die Anordnung der einzelnen Systemanteile — Wasser, kolloide Teilchen, Ionen u. s. w. — genau unterrichtet, und würden wir die dem Kontraktions- und Erschlaffungszustand zugrunde liegende Gesamtkonfiguration des Zellinhaltes kennen, dann verfügten wir ohne Zweifel über eine Grundlage, von der aus wir den Vorgängen, die den genannten Funktionszuständen entsprechen, folgen könnten.

Von den Anschauungen, die zur Erklärung des Kontraktionsvorganges entwickelt worden sind, fesseln unser Interesse ganz besonders die folgenden. Einmal ist die Wirkung von Oberflächenkräften in Betracht gezogen worden, und zwar dachte man zunächst an Änderungen der Oberflächenspannung[1]) zwischen den Stäbchen *Q* (vgl. hierzu S. 224) der Fibrillen und dem Sarkoplasma. Sie sollten bewirken, daß die ersteren der Kugelform zustreben. Ein Vergleich der Muskelkraft mit den zu ihrer Erzielung erforderlichen Veränderungen von Oberflächenspannungen zeigt jedoch, daß durch sie nur dann eine ausreichende quantitative Beziehung zu jener denkbar wäre, wenn Oberflächenveränderungen in Frage kämen, die außerordentlich viel größere Ausmaße besitzen würden, als sie zwischen Fibrillen und Sarkoplasma in Betracht kommen können[2]). Als solche Oberflächen mit

---

[1]) Vgl. hierzu auch *Rhumbler*: Ergebnisse der Physiol. **14**. 474 (1914). — [2]) *Jensen*: *Pflügers* Archiv. **80**. 222 (1900). — *A. V. Hill*: Proceed. of the royal soc. **98** (B). 506 (1925). — *J. Bernstein*: *Pflügers* Archiv. **85**. 271 (1901).

der Möglichkeit einer größeren Energieentfaltung sind in erster Linie die Phasengrenzflächen der im kolloiden Zustand befindlichen Teilchen in Betracht zu ziehen. Ausgelöst werden könnten Veränderungen in den Oberflächenkräften durch die Milchsäurebildung[1, 2]). Neben der eben erwähnten Oberflächenspannungstheorie hat insbesondere die Quellungstheorie[3]) in verschiedenen Modifikationen viel Beachtung gefunden. Sie geht im „neuesten" Gewande von der Vorstellung aus, daß die Doppelbrechung der Muskelsubstanz durch kleinste, gleichsinnig orientierte, kristalline Teilchen bedingt sei[4]). Diese sollen nun unter der Wirkung von H-Ionen quellen, und zwar wird angenommen, daß die im Ruhezustand des Muskels eine längliche Form besitzenden, zur Längsachse der Fibrillen parallel gestellten Teilchen der Kugelgestalt zustreben, d. h. sich im wesentlichen in einer bestimmten Richtung verkürzen.

Es ist leicht verständlich, daß die Quellungstheorie bald viel Anklang fand, wenn wir uns des Umstandes erinnern, daß während der Muskeltätigkeit die Reaktion des Muskelgewebes sauer wird[5]), und ferner jener Befunde gedenken, wonach insbesondere Eiweißteilchen in ihrem Quellungsgrad von H-Ionen stark beeinflußt werden[6]). Es unterliegt nun wohl keinem Zweifel mehr, daß die bei der Muskeltätigkeit sich aus Laktazidogen[7]) bildende Milchsäure beim Kontraktionsvorgang eine bedeutungsvolle Rolle spielt. Wir haben im Laufe der Vorlesungen eine ganze Reihe von Kettenreaktionen kennengelernt, wobei ein Vorgang die Vorbedingung für einen anderen ist, und dieser wiederum einen weiteren auslöst. Eine solche Reaktionenfolge leitet die Muskelkontraktion. Es wird vielfach angenommen, daß H-Ionen es sind, die den Vorgang der Muskelkontraktion ins Rollen bringen[8]). Fraglich bleibt, ob ihnen unter den in den Muskelzellen

---

[1]) *R. S. Lillie* (Americ. j. of physiol. **16**. 147 [1906]) stellt sich — ausgehend von der Oberflächenspannungstheorie — vor, daß beim Kontraktionsvorgang kolloide Teilchen sich zu größeren Gebilden zusammenlegen. Dadurch wird die Gesamtoberfläche derselben verringert. Dementsprechend fällt auch die Summe der Oberflächenspannungen. Es wird damit potentielle Energie verfügbar, die nunmehr als kinetische zur Wirkung gelangen kann. — [2]) Vgl. auch *A. V. Hill:* Proceed. of the royal soc. **98** (B). 506 (1925). — [3]) *Th. W. Engelmann*: *Pflügers* Archiv. **7**. 176 (1873); Über den Ursprung der Muskelkraft 2. Aufl. Leipzig 1893. — *McDougall*: J. of anat. and physiol. **32**. 187 (1898); Quart. j. of experim physiol. **3**. 33 (1910). — *E. A. Schäfer*: Quart. j. of experim. physiol. **3**. 63 (1910). — *Ed. B. Meigs*: Z. f. allg Physiol. **8**. 108 (1908). — Vgl. zu den ganzen Theorien über das Wesen der dem Kontraktionsvorgang zugrunde liegenden Prozesse *K. Hürthle*: *Pflügers* Archiv. **126**. 1 (1909) und vor allem *Otto v. Fürth*: Ergebnisse der Physiologie (herausgeg. von *Asher* und *Spiro*). **17**. 363 ff. (1919). Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben. — Vgl. auch *E. Ernst: Pflügers* Archiv. **213**. 133 (1926). — [4]) Vgl. hierzu: *Bottazzi* u. *Quagliarello:* Arch. internat. de physiol. **12**. 234, 289 (1912). — *Stübel*: *Pflügers* Archiv. **180**. 209 (1920); **20**. 173 (1923). — *Ambronn*: Kolloid-Zeitschr. **18**. 90, 273 (1916); **20**. 173 (1917). — Vgl. auch die Entwicklung der Mizellartheorie von *Nägeli* u. *Ambronn* bei *C. Steinbrinck:* Kolloidchem. Beihefte. **23**. 6 (1926). — *R. Zsigmondy:* Ebenda. **23**. 21 (1926). — [5]) Physiol. Chemie II, S. 641 ff. — [6]) Vgl. *K. Spiro: Hofmeisters* Beitr. **5**. 276 (1904). — [7]) Physiol. Chemie I, S. 125 ff. — [8]) Vgl. hierzu die Einwände von *A. Bethe*: *Pflügers* Archiv. **199**. 491 (1923). Sie fußen auf der Beobachtung, daß eine ganze Reihe von Stoffen, wie Chloroform (vgl. *Fletcher* u. *F. G. Hopkins*: J. of physiol. **35**. 265 [1907]. — *Laquer*: Z. f. physikal. Chemie. **93**. 65 [1914];

herrschenden Bedingungen für die Durchführung der mit der Kontraktion verknüpften Vorgänge die ihnen zugedachte Bedeutung wirklich zukommt. Es galt einerseits, die Menge der in Betracht kommenden Milchsäure zu berücksichtigen und zu prüfen, ob die durch sie herbeigeführte Verschiebung der Wasserstoffionenkonzentration ausreicht, um den isoelektrischen Punkt[1]) der Eiweißteilchen nach der sauren Seite zu überschreiten und damit die Bedingung zu einer Quellung derselben zu schaffen[2]). Leider vermögen wir zur Zeit den ungezählten innerhalb der Gewebe vor sich gehenden Stoffwechselvorgängen nicht so zu folgen, wie das der Fall sein müßte, um von Phase zu Phase feststellen zu können, was sich in jedem Augenblick im Zellgeschehen ereignet. Wenn wir die Reaktion, die Temperatur, den osmotischen Druck u. s. w. von Geweben bestimmen, dann stellen wir die Resultante aus vielen gleich und entgegengesetzt verlaufenden Vorgängen fest[3]). Wir wissen, daß die Zellen und Körperflüssigkeiten in hohem Maße über Möglichkeiten verfügen, Verschiebungen in der Reaktion auszugleichen[4]). Dabei erfolgen jedoch Umstellungen, die sich unter allen Umständen auswirken. Neben der Milchsäure treten Phosphorsäure und Kohlensäure in Erscheinung, die beide auch Anlaß zu Ausgleichsvorgängen geben. Inwieweit diese vollzogen werden, wissen wir nicht genau[5]).

Die Wechselbeziehung zwischen der mit der Muskelkontraktion verknüpften Bildung von Milchsäure und Eiweißteilchen des Muskelzelleninhaltes ist auch noch in anderer Richtung gesucht worden[6]). Es entionisiert die genannte Säure Alkaliproteine. Das hat eine Entquellung zur Folge, der eine Dehydradation folgt. Wir wollen uns mit diesen Andeutungen begnügen, weil die Forschung nicht weit genug

---

Matsuoka: *Pflügers* Archiv. **204**. 51 [1924]), Äther, Koffein (vgl. *Riesser* u. *Neuschloss*: Arch. f. experim. Path. u. Pharmak. **93**. 163 [1922]), Natronlauge (*O. Meyerhof*: *Pflügers* Archiv. **182**. 232 [1920]) u. s. w., den Erregungsvorgang auszulösen vermögen und direkt auf die kontraktile Muskelzellsubstanz einwirken. Vgl. hierzu *Wilmers*: *Pflügers* Archiv. **178**. 193 (1920). — *A. Bethe, Fraenkel* u. *Wilmers*: *Pflügers* Archiv. **194**. 45 (1922). — *Schott*: *Pflügers* Archiv. **194**. 271 (1922). — *Ohno*: *Pflügers* Archiv. **197**. 362 (1922). — *Saito*: *Pflügers* Archiv. **198**. 191 (1923). — Nun steht fest, daß bei der Einwirkung der genannten Substanzen Milchsäure in Erscheinung tritt. Fraglich bleibt, ob dadurch der Kontraktionsvorgang eingeleitet wird, oder aber, ob unabhängig davon ein direkter Einfluß auf die Muskelzellen möglich ist. In diesem Falle wäre die Milchsäurebildung als die Folge der ausgelösten Erregung und nicht als deren Anstoß zu betrachten. — Vgl. auch *F. Verzár, J. Bögel* u. *W. Szányi*: Biochem. Z. **132**. 64 (1922). — *F. Verzár:* Arch. néerl. de physiol. **7**. 68 (1922). — *B. A. Mac Swiney* u. *S. L. Mucklow:* J. of physiol. **56**. 397 (1922). — [1]) *J. Collip* (J. of biol. chem. **50**. 45 [1922]) gibt für ein in Muskelzellen befindliches Protein den isoelektrischen Punkt zwischen 6·0 und 6·7 p_H an. — Vgl. auch *K. O. Granström:* Biochem. Z. **134**. 589 (1923). — *G. Quagliariello*: Arch. di scienze biol. **5**. 443 (1924). — *H. H. Weber*: Biochem. Z. **158**. 443, 473 1925). — [2]) Vgl. hierzu auch die Beobachtungen von *W. Pauli* über das Verhalten von ionisiertem Eiweiß. Es zeigt gegenüber dem neutralen einen gewaltigen Anstieg der Quellung und der Hydratation. Vgl. u. a. Z. f. Chem. u. Ind. der Kolloide. **7**. 241 (1910); Kolloidchem. Beiträge. **3**. 361 (1912). — [3]) Bei ruhenden Muskeln ist $p_H = 7{\cdot}3$ und bei ermüdeten $= 6{\cdot}7$ gefunden worden. Vgl. *Schade, Neukirch* u. *Halpert*: Z. f. d. ges. experim. Med. **24**. 11 (1914). — Vgl. auch *Haffner:* Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol., München. **36**. 67 (1925). — [4]) Vgl. Physiologische Chemie II, Vorlesung 2 und Physiologie II, Vorlesung 9. — [5]) *Otto Meyerhof* im Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie. 8. (1) 534. J. Springer, Berlin 1925. — [6]) Vgl. *A. V. Hill:* Nature. 14. Juli 1923. — *O. Meyerhof:* l. c. Zitat [5]). diese Seite. — Vgl. auch *Edgar Wöhlisch* u. *Hans Schriever*: Verhandl. d. Deutschen Gesellsch. f. innere Medizin. 361 (1925).

vorgedrungen ist, um aussagen zu können, ob dieser oder jener Vorstellungskreis der Wirklichkeit am nächsten kommt. Jede einzelne Annahme, sei es nun, daß die Quellungs- oder Entquellungstheorie in Frage steht, bedarf weiterer Ausgestaltung. Für sich allein befriedigt keine einzige Theorie des der Muskelkontraktion zugrunde liegenden Geschehens. Jede bedarf noch weiterer Voraussetzungen, die jedoch zur Zeit noch nicht an Vorgängen im Muskelgewebe selbst auf ihre Richtigkeit geprüft werden konnten.

Erwähnt sei noch, daß die Frage aufgeworfen worden ist, ob für den Vorgang der Verkürzung der Muskelfasern ein besonderes Protein in Betracht kommt. Es sind aus der Muskelsubstanz zwei Eiweißkörper, genannt Myosin und Myogen, isoliert worden[1]). Der erstere gehört zur Gruppe der Globuline. Es spricht manches dafür, daß dieses Protein den Fibrillen angehört, während das Myogen dem Sarkoplasma und außerdem wahrscheinlich auch den ersteren zukommt. Dem Myogen wird unter anderem die Bedeutung, als Puffer bei Reaktionsverschiebungen zu wirken, zuerkannt, während das Myosin offenbar beim Vorgang der Verkürzung beteiligt ist[2]).

Es ist unwahrscheinlich, daß nur ein ganz bestimmter Vorgang für jenes Geschehen maßgebend ist, das der Muskelverkürzung zugrunde liegt. Es ist ganz gut denkbar, daß in gewissem Umfang Quellungsvorgänge eine Rolle spielen[3]) und daneben, ebenfalls von der Milchsäure aus bewirkt, Änderungen in der Oberflächenspannung in Betracht kommen, und zwar ist es leicht möglich, daß der zuletzt genannte Faktor der wesentlichste ist[4, 5]). Vielleicht führt die folgende Beobachtung in der Erkenntnis der dem Kontraktionsvorgang zugrunde liegenden „inneren" Vorgänge weiter. Bei langsam sich kontrahierenden Muskeln von durchsichtigen Würmern u. s. w. wurde während der Muskelverkürzung eine Trübung in den Muskelzellen festgestellt. Sie verschwand bei der Erschlaffung der Muskulatur wieder[6]). Sie ist im Sinne einer Überführung des Solzustandes bestimmter Eiweißteilchen in den Gelzustand gedeutet worden. Es soll sich ein elastisches Netzwerk

---

[1]) *O. v. Fürth*: Arch. f. experim. Path. u. Pharm. **36**. 231 (1895). — Vgl. auch *W. Kühne*: Untersuchungen über das Protoplasma. Leipzig 1864. — *W. D. Halliburton*: J. of physiol. 8. 133 (1888). — *Bottazzi* u. *Quagliariello*: Arch. internat. de physiol. **12**. 234 (1912). — [2]) Vgl. hierzu *Edgar Wöhlisch* u. *Hans Schriever*: Z. f. Biol. **83**. 265 (1925). — [3]) Vgl. hierzu auch *E. Ernst* (*Pflügers* Archiv. **213**. 144, ferner 131, 133 [1926]), der darauf hinweist, daß die Quellungstheorie für die Erscheinungen der Muskelkontraktion in quantitativer Beziehung nicht ausreicht. — [4]) Vgl. hierzu u. a. *Brinkman* u. *Szent-Györgyi*: J. of physiol. **57**. Proceed. of the physiol. soc. (1923). — [5]) Es lassen sich für die Annahme, daß die Kontraktionsenergie eine Oberflächenfunktion darstellt, mancherlei Beobachtungen verwerten, wie z. B. die Feststellung, daß um so mehr Wärme entwickelt wird, je größer die Länge des Muskels während der Spannungsentwicklung ist. (*Blix*: Skand. Arch. f. Physiol. **12**. 52 [1902]). Es liegen ferner Beobachtungen über die Milchsäurebildung unter verschiedenen Bedingungen vor, die in Einklang mit Beziehungen zur Oberflächenentwicklung stehen, jedoch bedeutet die Möglichkeit von solchen noch nicht, daß sie in Wirklichkeit das Maßgebende sind. Vgl. hierzu u. a. *A. V. Hill*: J. of physiol. **47**. 305 (1913). — *O. Meyerhof*: *Pflügers* Archiv. **182**. 232 (1920); **191**. 128 (1911). — *Weizsäcker*: J. of physiol. **48**. 391 (1914). — [6]) Vgl. *W. Biedermann* in den Ergebnissen der Physiol. (herausgegeben von *Asher* u. *Spiro*). 8. 147 (1909). — Vgl. auch *Gasser* u. *A. V. Hill*: Proceed. of the royal soc. of London. **96** (B). 398 (1924). — Vgl. auch *Leo Loeb*: Washington university studies. 8. 3 (1920).

bilden, in dessen Maschen visköses Medium eingeschlossen ist. Sollte es sich herausstellen, daß hier eine Beobachtung von ganz allgemeiner Bedeutung vorliegt, und sollte es sich bewahrheiten, daß der beobachteten Trübung wirklich eine Zustandsänderung von Eiweißteilchen zugrunde liegt, dann wäre neben dem festgestellten besonderen Verhalten der doppelbrechenden Substanz der Muskelfibrillen ein weiteres Phänomen erkannt, das als Prüfstein für die Übereinstimmung der von den einzelnen „Muskelkontraktionstheorien" angenommenen Vorgänge mit den objektiv feststellbaren dienen könnte. Einstweilen sind wir von der Möglichkeit einer richtigen Einschätzung der Bedeutung der erwähnten Beobachtung noch weit entfernt. Wir gedenken ihrer deshalb, weil jede objektive Feststellung beim Kontraktionsvorgang von größter Bedeutung ist und Ausgangspunkt ganz neuer Vorstellungen werden kann[1]).

Überblicken wir alles das, was wir über das Wesen jener Vorgänge zum Ausdruck bringen konnten, die mit dem Kontraktionsvorgang in Beziehung stehen, so erkennen wir, daß die Forschung bis jetzt den Schleier, der den biologisch so grundlegend wichtigen Vorgang umhüllt, nur wenig lüften konnte. Der Gesamteindruck, den die vorliegenden Pionierarbeiten auf diesem so schwierigen Forschungsgebiete hinterlassen, ist der, daß eine ganze Reihe von Einzelvorgängen, die sich gegenseitig bedingen, maßgebend ist. Ferner ist es leicht möglich, daß der gesamte physikalisch-chemische Zustand des Inhaltes der Muskelzelle in den verschiedenen Funktionszuständen in besonderer Weise abgestimmt ist. Wir haben einen allgemeinen und ungezählte besondere „Ruhezustände". Der erstere ist gegeben, wenn die Muskulatur jenen Erschlaffungszustand annimmt, den wir gemeinhin als den der Ruhe entsprechenden auffassen. Seine Definition macht Schwierigkeiten. Man könnte von einer absoluten Ruhelage des Muskels sprechen. Nun kann er sich verkürzen und dabei wiederum durch Sperrung in einen neuen Gleichgewichtszustand übergehen. Es bildet sich ein bestimmter physikalisch-chemischer Zustand heraus, der, wenn kein neuer Einfluß sich geltend macht, stabil ist. Es ist eine relative Ruhelage erreicht. Wir können uns nicht vorstellen, daß dieser besondere Zustand ohne tiefgehende Umstellungen möglich ist. Es ist naheliegend, an die Beziehung bestimmter Ionen zum Zustand von Eiweißteilchen zu denken. Ein bestimmtes Ionengleichgewicht, in dem ein bestimmtes Ion in der Wirkung vorherrscht, zwingt die im kolloiden Zustand befindlichen Teilchen in einen bestimmten Zustand. Er äußert sich in mannigfacher Weise. Es sind ohne Zweifel Änderungen in Durch-

[1]) Man könnte daran denken, dadurch einen Einblick in die bei der Muskelverkürzung und -verlängerung sich vollziehenden Vorgänge zu erhalten, daß man die einzelnen am Aufbau der Muskelfasern beteiligten Bestandteile und insbesondere die im kolloiden Zustand befindlichen in ihren Eigenschaften genau studiert. Es spielt jedoch ohne jeden Zweifel die Gesamtstruktur des Muskelzellinhaltes, die in allen ihren Einzelheiten durch Wechselbeziehungen aller in ihm enthaltenen Stoffe bedingt ist, eine ausschlaggebende Rolle. Aus dem Zellinhalt herausgelöste Stoffe stehen unter ganz anderen Bedingungen als solche, die in ihm ihre Gestaltung und Wirkung entfalten. Vgl. über physikalisch-chemische Eigenschaften des Muskelpreßsaftes u. a. *Bottazzi* u. *Quagliariello*: l. c., S. 238, Zitat [1]). — *Urano*: Z. f. Biol. **50**. 212 (1907). — *Buglia*: Biochem. Z. **6**. 158 (1907).

lässigkeitsverhältnissen an Phasengrenzflächen, in der Hydratation, der Adsorption im Gefolge von Änderungen in der Oberflächenbeschaffenheit, ferner der Verteilung der im kolloiden Zustand befindlichen Teilchen u. s. w. vorhanden. Das Wesentliche ist, daß sich ein stabiles Gleichgewicht einstellt, das sich unter anderem auch in der Schaffung bestimmter mechanischer Eigenschaften, wie z. B. der elastischen, auswirkt. Wird dieses gestört, dann erfolgt eine neue Einstellung. Sie kann wieder eine stabile sein. Es ist jedoch auch möglich, daß sich ein labiles herausbildet, das nur durch fortwährende „innere" Arbeit gehalten werden kann. Das ist bei der gewöhnlichen Dauerverkürzung des Muskels, beim „Tetanus", der Fall. Wir erkennen das daran, daß fortgesetzt Energie gebildet und verwendet wird. Der Stoffwechsel ist gegenüber dem absoluten und relativen Ruhezustand gesteigert. Das Vorhandensein von Erregungsströmen verkündet uns das Vorhandensein „innerer" Arbeit. Es setzen die beiden Funktionszustände, nämlich die tonische und die gewöhnliche Dauerkontraktion, einesteils gleiche Zustandsänderungen voraus und anderenteils solche besonderer, für jeden Zustand charakteristischer Art. Die ersteren stehen in Beziehung mit dem Vorgang der Verkürzung als solchem und die letzteren mit dem stabilen bzw. labilen Gleichgewicht jenes Zustandes, der bei einem bestimmten Grade der Muskelkontraktion erreicht wird. Ehe wir nicht in die Feinheiten der den sicherlich vorhandenen Zustandsänderungen zugrunde liegenden Vorgänge Einblick gewonnen haben, ist es unmöglich, sich ein klares Bild vom Wesen des Kontraktions- und damit auch des Erschlaffungsvorganges zu machen.

Es ist bei jedem einzelnen Gebiete der Forschung von grundlegender Bedeutung, in keinem Augenblick aus den Augen zu verlieren, was als gesicherte Tatsache angesehen werden darf, und was mit einem gewissen Grade von Wahrscheinlichkeit an gemachten Vorstellungen zu Recht besteht. Nichts ist für den Fortschritt der Forschung verhängnisvoller, als wenn für ihre Weiterentwicklung Stützpunkte gewählt werden, die gar keine solchen sind. Wir haben von diesen Gesichtspunkten ausgehend mit voller Absicht die vorhandenen Theorien der Lehre vom Wesen der Muskelkontraktion mit aller Schärfe als solche gekennzeichnet. Selbst die Annahme, daß H-Ionen es sind, die in Verbindung mit der Milchsäurebildung den Anstoß zur Auslösung des Kontraktionsvorganges geben, ist zur Zeit nicht eindeutig bewiesen und deshalb umstritten. Vielleicht ermöglicht die Betrachtung des Verhaltens der Muskelzellen unter möglichst mannigfaltigen Bedingungen den Vorstellungskreis, den wir oben über das Wesen des Kontraktionsvorganges entwickelt haben, zu erweitern.

Wir wollen gleich vorwegnehmen, daß wir Muskelverkürzungen kennen, die unter Bedingungen zustande kommen, unter denen die Grundfunktionen, wie geregelte Stoffwechselvorgänge, der Muskelzellen mehr oder weniger ganz aufgehoben bzw. verändert sind. Wir wissen, daß beim Tode des Organismus die in situ befindlichen Muskeln in einen besonderen Zustand übergehen. Man hat von einer Totenstarre gesprochen. Ferner können wir durch Zuführung von Wärme eine Wärmestarre der Muskulatur bewirken. Groß ist ferner die Zahl von Substanzen, die eine Muskelverkür-

zung hervorzurufen imstande sind[1]). Es ist in jedem Einzelfalle die Frage zu entscheiden, ob durch solche der gleiche Vorgang im Muskelgewebe ausgelöst wird, wie wenn z. B. durch einen mechanischen oder elektrischen Reiz eine Muskelkontraktion zustande kommt. Es wäre in diesem Falle nur der Anstoß zur Ingangsetzung eines bestimmten Reaktionsablaufes verschieden. Wir erinnern uns hierbei des S. 194 festgestellten Befundes, wonach verschiedenartige Einwirkungen im Nerven gleiche Vorgänge auszulösen vermögen. Wir wollen an dieser Stelle nur jener Versuche über den Einfluß bestimmter Substanzen auf Muskelgewebe gedenken, deren Ergebnisse möglicherweise unsere Kenntnisse über das Wesen der dem Kontraktions- und Erschlaffungsvorgang zugrunde liegenden Geschehnisse erweitern können. Wir haben bereits hervorgehoben, daß die Bildung von Säuren — in Frage kommen Milchsäure, Phosphorsäure, Kohlensäure — in Beziehung zur Auslösung der Muskelkontraktion gebracht worden ist. Es ist daher verständlich, daß der Befund, wonach es gelingt, mit Säuren unter geeigneten Bedingungen sowohl glatte[2]) als auch quergestreifte Muskulatur in den kontrahierten Zustand überzuführen[3]), ganz besonderes Interesse geweckt hat. Der erhobene Befund wurde im Sinne eines Beweises für die Annahme, daß H-Ionen es sind, die auch unter gewöhnlichen Verhältnissen den Kontraktionsvorgang einleiten, gedeutet. Da jedoch der Säurekontraktion keine Erschlaffung folgt, so darf der ganze Vorgang ihrer Ausbildung nicht ohne weiteres mit dem normalen Geschehen im Muskelgewebe verglichen werden. Bei diesem kommt es im Anschluß an einen Anstoß in Gestalt eines Reizes zu einem Zerfall von Laktazidogen = Hexosephosphorsäure in Milchsäure und Phosphorsäure, und zwar in unmittelbarer Nähe oder in den Fibrillen[4]). Der Bildung der genannten Säuren folgen sofort Vorgänge, die einem Ausgleich der Reaktion dienen. Es wird so einer Anhäufung der genannten Säuren im Sarkoplasma vorgebeugt, d. h. es kommt unter normalen Verhältnissen in keinem Augenblick zu einer Überschreitung einer bestimmten H-Ionenkonzentration. Unsere Methoden gestatten es nun nicht, diesen Vorgang nachzuahmen und Säuren unmittelbar an die Fibrillen heranzuführen, vielmehr sind wir genötigt, sie von außen eindringen zu lassen. Es verteilt sich dabei die angewandte Säure auf alle am Aufbau des Muskels beteiligten Gewebe. Bevor sie zu den Fibrillen gelangt, haben mannigfache Veränderungen stattgefunden. Wir können ferner nicht wissen, welche H-Ionenkonzentration bei den Fibrillen anlangt. Sicher ist, daß unter allen Umständen Verhältnisse geschaffen werden, die unter normalen Verhältnissen sich nicht ausbilden. Das wird wohl auch der Grund sein, weshalb

[1]) Vgl. *Otto Riesser*: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie (herausgegeben von *A. Bethe, G. v. Bergmann, G. Embden* u. *A. Ellinger*). **8**. 218. J. Springer, Berlin 1925. Hier findet sich eine kritische Besprechung der einschlägigen Versuche nebst der zugehörigen Literatur. — [2]) *Heymann*: Arch. f. experim. Path. u. Pharm. **90**. 27 (1921). — *Ohno*: *Pflügers* Archiv. **197**. 383 (1922). — *Saito*: *Pflügers* Archiv. **198**. 202 (1923). — [3]) Vgl. hierzu *Kühne*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1859 und 1860. — *J. Bernstein*: Unters. aus d. physiol. Institut zu Halle. Heft 2 (1890). — *W. M. Fletcher*: J. of physiol. **23**. 410 (1898/99); **43**. 281 (1911); **47**. 361 (1913); **48**. 474 (1914). — *Burridge*: J. of physiol. **42**. 359 (1911). — [4]) *G. Embden* u. *Adler*: Z. f. physiol. Chemie. **113**. 201 (1921).

es wohl zu einer Muskelverkürzung, jedoch nicht zu einer Muskelverlängerung im Anschluß an eine Erschlaffung kommt. In der Tat kann man bei Anwendung geringer Säurekonzentrationen und frühzeitigem Eingreifen den ganzen Vorgang reversibel gestalten, und zwar indem man die zugefügte Säure auswäscht oder durch Alkali abstumpft[1]).

Die Säurekontraktur unterscheidet sich ferner gegenüber der normalen Muskelkontraktion durch die geringe Spannung[2]), die große Dehnbarkeit und die geringe Härte[3]). Es stehen diese Unterschiede sicherlich mit dem Umstand in Zusammenhang, daß zwischen Fibrillen und Sarkoplasma kein ausreichendes Gefälle an H-Ionen vorhanden ist; werden doch diese beim Versuche, eine Kontraktion zu erzielen, durch das letztere hindurch den ersteren zugeführt, während unter normalen Verhältnissen der umgekehrte und außerdem auf das feinste geregelte Vorgang vorliegt, d. h. es treten die sich im Anschluß an die Milchsäurebildung bildenden H-Ionen in oder an der Fibrillenoberfläche auf, während das Sarkoplasma stets gegenüber dieser einen Mindergehalt an solchen aufweist.

Sind die Verhältnisse bei der Einwirkung von Säuren auf Muskeln bereits dadurch kompliziert, daß sie in der Umgebung der Fibrillen anormale Zustände hervorbringen, so vervielfachen sich die Schwierigkeiten beim Versuch, die Wirkung von Basen auf die Muskulatur zu erklären[4]). Es sei hier nur kurz erwähnt, daß auch sie Muskelverkürzung hervorrufen. Ammoniak z. B. bewirkt in geeigneter Konzentration wiederholte Kontraktionen, die jeweilen von Verlängerungen gefolgt sind. Allem Anschein nach handelt es sich jedoch dabei nicht um einen reversiblen Vorgang, vielmehr bleibt der Muskel auch nach erfolgter Verlängerung starr — offenbar infolge starker Quellung[5]). Es ist die Frage aufgetaucht, ob OH-Ionen als solche den Kontraktionsvorgang auszulösen vermögen[6]) oder aber, ob die nachgewiesene vermehrte Milchsäurebildung ausreicht, um H-Ionen zur Wirkung zu bringen[7]). Der Umstand, daß glatte Muskulatur bei Einwirkung von Laugen besonders starke Kontrakturerscheinungen aufweist, spricht für eine direkte Einwirkung der OH-Ionen auf die Muskelzellen bzw. bestimmte ihrer Anteile, denn ihnen fehlen die quergestreiften Fibrillen, und vor allem ist ihr Gehalt an Laktazidogen sehr gering. Es liegt noch eine ganze Reihe von Beobachtungen über Stoffe vor, die bei ihrer Einwirkung auf Muskelgewebe eine Verkürzung hervorrufen. Es ist bei mehreren

[1]) *K. Schipiloff*: Zbl. f. d. med. Wissensch. 291 (1882). — *Zoethout*: Americ. j. of physiol. **10**. 373 (1904). — [2]) Vgl. u. a. *Schwenker*: *Pflügers* Archiv. **157**. 443 (1914). — *F. Verzár, J. Bögel* u. *W. Szányi*: Biochem. Z. **132**. 64 (1922). — *A. Bethe*: *Pflügers* Archiv. **199**. 491 (1923) — [3]) *Mangold* u. *Inaoka*: *Pflügers* Archiv. **198**. 297 (1923). — [4]) Vgl. hierzu u. a. *Morgen*: Arbeiten aus dem physiol. Institut zu Halle. Heft 2 1890. — *Klingenbiel*: Ebenda. Heft 2 (1890). — *J. Bernstein*: Ebenda. Heft 2 (1890). — *A. Bethe*: *Pflügers* Archiv. **199**. 491 (1923). — *F. B. Hofmann*: *Pflügers* Archiv. **132**. 82 (1910). — *Rossi*: Z. f. Biol. **54**. 253 (1911); **56**. 253 (1911). — *Riesser*: *Pflügers* Archiv. **190**. 137 (1921). — *Schott*: *Pflügers* Archiv. **194**. 271 (1922). — [5]) *Mangold*: *Pflügers* Archiv. **198**. 297 (1923). — [6]) *Mathews*: Americ. j. of physiol. **18**. 58 (1907). — Vgl. auch *W. W. Pránodicz-Neminski* (Z. f. Biol. **83**. 454 [1925]), der annimmt, daß das Kation NH_4 für die Wirkung maßgebend sei. — [7]) *O. Meyerhof*: Klin. Wochenschr. **3**. 392 (1924). — Vgl. auch *O. Riesser* u. *N. Heianzan*: *Pflügers* Archiv. **207**. 302 (1925).

von ihnen die Frage aufgetaucht, ob sie ohne Einflußnahme auf die Milchsäurebildung direkt auf Muskelzellen im Sinne einer Zustandsänderung einzuwirken vermögen. Es sind in dieser Hinsicht z. B. beim Chloroform, das in besonders ausgesprochenem Maße Muskelkontrakturen hervorbringt[1]), die zunächst reversibel sind, jedoch bei längerer Einwirkung desselben irreversibel werden, die Meinungen geteilt. Während die einen Forscher Chloroform zu jenen Stoffen zählen, die ihre Wirkung auf das Muskelgewebe durch Beeinflussung der Milchsäurebildung zur Geltung bringen, sind andere der Meinung, daß es die kontraktile Substanz der Muskelfasern direkt beeinflußt[2]). Nun steht fest, daß es die Milchsäurebildung steigert, jedoch ist damit nicht ausgeschlossen, daß es nicht auch direkten Einfluß auf die Kontraktion des Muskelgewebes hat. Es fehlt ganz allgemein der Nachweis, daß die durch verschiedene Substanzen hervorgerufenen Muskelverkürzungen innerlich gleichen Vorgängen ihre Entstehung verdanken. Solange diese Frage nicht eindeutig entschieden ist, darf man nicht, um einer einheitlichen Auffassung alles Geschehens, das mit der Muskelverkürzung zusammenhängt, willen, die noch vorhandenen Lücken in unseren Kenntnissen außer acht lassen. Es kommt noch hinzu, daß die Bildung von Milchsäure an und für sich gewiß von großer Bedeutung für den Kontraktionsvorgang ist, jedoch darf nicht übersehen werden, daß unter normalen Verhältnissen ihre Menge nie ein gewisses Maß überschreitet. Dem Abbau des Laktazidogens folgt der Aufbau. So kommt es, daß trotz lebhaftem Umsatz der Quelle für Milchsäure immer nur geringe Mengen von ihr zur Stelle sind. Ist der Aufbau gestört, dann kommt es zur Anhäufung von Milchsäure. Die Folge davon ist dann, daß die Umgebung der Fibrillen mehr und mehr die H^+-Konzentration der Fibrillengrenzflächen annimmt, und so verhindert wird, daß immer wieder von neuem ein Gefälle von diesen aus gegen das Sarkoplasma entsteht, d. h. mit anderen Worten, es kommt nicht nur auf den Nachweis des Auftretens von Milchsäure im Muskelgewebe im Anschluß an irgendwelche Einwirkungen an, vielmehr ist ihre Verteilung und die Regelung ihres Auftretens und ihrer Entfernung das Wesentliche. Zusammenfassend läßt sich zum Ausdruck bringen, daß wir zur Zeit aus den Befunden, die nach Einwirkung von einer Reihe von Substanzen zum Teil recht verschiedener Art auf Muskelgewebe erhoben worden sind, für die Aufklärung der feineren Vorgänge, die der Muskelkontraktion zugrunde liegen, nicht allzuviel entnehmen können[3]).

[1]) Vgl. *Kussmaul*: Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. **13**. 289 (1858). — Vgl. weitere Literatur bei *Schott*: *Pflügers* Archiv. **194**. 271 (1922). — [2]) Vgl. zu dieser Diskussion: *Jos. Wilmers*: *Pflügers* Archiv. **177**. 193 (1919). — *O. Meyerhof*: *Pflügers* Archiv. **178**. 193 (1920). — *A. Bethe, M. Fraenkel* u. *J. Wilmers*: *Pflügers* Archiv. **194**. 45 (1922). — *A. Schott*: *Pflügers* Archiv. **194**. 271 (1922). — *Hin*: *Pflügers* Archiv. **202**. 144 (1924). — *E. Fischer*: *Pflügers* Archiv. **203**. 580 (1924). — *M. Fraenkel* u. *G. Morita*: *Pflügers* Archiv. **207**. 165 (1925). — *A. Bethe* u. *F. Franke*: Biochem. Z. **156**. 190 (1925). — *Riesser* u. *Richter*: *Pflügers* Archiv **207**. 287 (1925). — Vgl. auch *S. M. Neuschlosz: Pflügers* Archiv. **207**. 52 (1925). — [3]) Über die Wirkung anderer Substanzen, wie Koffein u. s. w. auf Muskelgewebe vgl. *Otto Riesser* im Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie l. c. 234ff. — Vgl. auch *Riesser* u. *Neuschloss*: Arch. f. exp. Path. u. Pharmak. **93**. 163 (1922). — *Riesser*: Z. f. physiol. Chemie. **130**. 176 (1923). — *K. Matsuoka*: *Pflügers* Archiv. **204**. 51 (1924). — *Fil. Bottazzi*: Arch. di scienze biol. **8**. 347 (1926).

Eine besondere Stellung nimmt die Verkürzung der Muskulatur durch Wärme ein. Je nach der Höhe der Temperatur, der Raschheit des Temperaturgefälles und der Dauer ihrer Einwirkung sind die Ergebnisse verschiedene[1]). Uns interessiert hier in erster Linie der Umstand, daß es möglich ist, durch thermische Einflüsse Muskelzuckungen zu erhalten, die denen gleichen, die z. B. der elektrische Reiz hervorbringt. Zu ihrer Herbeiführung erwies sich die folgende Versuchsanordnung als am geeignetsten[2]). Man schichtet zwei Flüssigkeiten, z. B. erwärmtes Öl und abgekühlte *Ringer*sche Lösung, übereinander und taucht den Muskel rasch durch die erwärmte Flüssigkeit hindurch. Man erhält dann eine rasch ablaufende Zuckung des Muskels. Je nach dem Grade der angewandten Temperatur werden verschieden große Zuckungen erhalten. Wesentlich ist, daß die verkürzte Muskulatur auch in ihrer Spannung jener gleichkommt, die bei einer z. B. durch einen elektrischen Reiz herbeigeführten Muskelkontraktion beobachtet wird. Sobald die angewandte Temperatur — vorausgesetzt, daß sie sich auswirken kann, d. h. das Eintauchen in die erwärmte Flüssigkeit nicht zu rasch vollzogen wird — eine bestimmte Grenze erreicht, so ergeben sich irreversible Zustandsänderungen[3]). Man spricht von einer Wärmestarre. Es handelt sich dabei um tiefgehende Änderungen in der inneren Struktur der Muskelzellen und insbesondere um solche der in ihnen enthaltenen Proteine. Diese gerinnen[4]).

Der Befund, daß unter geeigneten Bedingungen herbeigeführte Temperatureinwirkungen zu einer Muskelzuckung führen können, fesselt unser Interesse in hohem Maße. Es ist naheliegend, an einen thermischen Reiz zu denken, der jenen Zustand herbeiführt, der ganz allgemein zu einer Erregungsauslösung führt. Wir erinnern uns, daß eine ganze Reihe von Reizarten imstande sind, Nerven in den erregten Zustand überzuführen. Wir erkannten (vgl. S. 194), daß trotz ganz verschiedener Einwirkungen im Nerven selbst gleiche Zustände geschaffen werden, d. h. die verschiedensten Reizarten rufen in ihm die gleichen Bedingungen zur Ausbildung des erregten Zustandes hervor. Es ist naheliegend, für das Muskelgewebe die gleiche Annahme zu machen und sich vorzustellen, daß mehrere Reizarten jene Reihe von Vorgängen zum Abrollen bringen, als deren Ergebnis die Muskelverkürzung und -verlängerung in Erscheinung tritt, d. h. es ergibt sich auch hier, wie bei den oben erwähnten Fällen der Einwirkung von bestimmten Substanzen, das Problem der direkten oder indirekten Einwirkung auf die Muskelzellen, wobei wir bei der letzteren in erster Linie an einen Einfluß auf die Schaffung jener Bedingungen denken[5]), unter denen

---

[1]) Vgl. *Gottschlich*: *Pflügers* Archiv. **54**. 123 (1893). — Vgl. auch *Fil. Bottazzi*: Arch. di scienze biol. **1**. 37 (1919); **8**. 347 (1926). Hier finden sich weitere Literaturangaben. — [2]) *Jensen*: Z. f. allg. Physiol. **8**. 291 (1908); **9**. 435 (1909); *Pflügers* Archiv. **160**. 333 (1915). — Vgl. eine gegenteilige Meinung bei *A. Meyer:* Z. f. Biol. **57**. 507 (1912). — [3]) Vgl. hierzu auch *H. Wada: Pflügers* Archiv. **214**. 130 (1926). — [4]) Über das Verhalten der Härte während der Entwicklung und des Eintrittes der Wärmestarre vgl. *Ernst Mangold*: *Pflügers* Archiv. **196**. 205 (1922). — *Ernst Mangold* u. *Carl Detering*: Ebenda **198**. 279 (1923). — Über das Verhalten der Zugresistenz vgl. *T. Nakamura*: *Pflügers* Archiv **205**. 92 (1924). — [5]) Vgl. über die Milchsäurebildung bei der Wärmestarre: *Joh. Ranke:* Der Tetanus. Leipzig 1865. — *W. M. Fletcher* u. *F. G. Hopkins:* J. of physiol. **35**. 266 (1906/07).

Laktazidogen in Milchsäure und Phosphorsäure zerfällt, wobei Zustände geschaffen werden, die seinen Wiederaufbau bedingen, und daß dann die Milchsäure in irgendeiner Weise den Vorgang der Verkürzung ins Rollen bringt[1]). Gegen die Annahme, daß thermische Reize sich innerhalb gewisser Grenzen in gleicher Weise, wie mechanische, elektrische u. s. w. Reize auswirken können[2]), ist eingewandt worden, daß Muskeln, die für elektrische Reize unerregbar geworden sind, auf thermische Reize noch ansprechen. Es ist aus diesem Verhalten gefolgert worden, daß diese letzteren direkt auf die kontraktile Muskelsubstanz einwirken[3]). Es ist nun an und für sich ganz gut möglich, daß der Vorgang der Verkürzung in verschiedener Weise zur Auslösung kommen kann. Fraglich bleibt dabei, ob die auf verschiedene Weise herbeigeführten Kontraktionen ihre Entstehung identischem Geschehen in der kontraktilen Substanz verdanken. Die Beantwortung dieser Frage ist von grundlegender Bedeutung, denn von ihr hängt es ab, ob wir die durch thermische Einwirkungen hervorgebrachten Muskelzuckungen zum Studium des Wesens der dem gewöhnlichen Kontraktionsvorgang zugrunde liegenden Prozesse verwenden können. Der Umstand, daß der elektrische Reiz unwirksam ist, während der thermische noch Erfolg hat, braucht nicht unbedingt dafür zu sprechen, daß beide den Kontraktionsvorgang auf verschiedenem Wege auslösen, d. h. verschiedene Angriffspunkte haben. Es könnte sein, daß der erstere durch die infolge besonderer Eingriffe — z. B. durch Narkose, Gefrierenlassen und Wiederauftauen von Muskelgewebe — geschaffenen Verhältnisse nicht diejenigen Bedingungen bewirken kann, die zum Abbau von Laktazidogen führen, während der thermische Reiz sich entfalten kann. Bemerkt sei noch, daß die glatte Muskulatur auf thermische Reize mit einer geringen Verkürzung antworten kann — innerhalb bestimmter Temperaturintervalle (37—40°) —, jedoch tritt sie nicht bei allen glattmuskeligen Geweben auf. Auf die Kontraktion folgt eine Erschlaffung zwischen 40 und 50°, an die sich von etwa 50° an die Erscheinung der Wärmestarre anschließt[4]).

Mit den geschilderten Zustandsformen des Muskelgewebes, die wir hier im wesentlichen nur vom Gesichtspunkte der Möglichkeit eines Eindringens in das Geheimnis jenes Geschehens in der Muskelzelle, das den kontrahierten und den erschlafften Zustand mit allen Zwischenstufen umgibt, betrachtet haben, sind bei weitem noch nicht alle Erscheinungen auf diesem Gebiete erschöpft. Abgesehen davon, daß es noch vielerlei Stoffe gibt, die Muskelverkürzungen bewirken, interessiert uns der Umstand, daß Verbindungen, wie z. B. Azetylcholin, die auf Vorgänge einwirken, die unter dem Einfluß des parasympathischen bzw. sympathischen Systems stehen, einen Einfluß auf den Funktions-

[1]) Die nach Gefrieren und Auftauen eintretende sog. Kältestarre beruht offenbar auch auf einer starken Anhäufung von Milchsäure. Vgl. hierzu *Fil. Bottazzi:* Atti d. reale accad. d. Lincei. **29**. 105 (1920); Atti d. reale accad. naz. dei Lincei, rendic. **1**. 68 (1925); Ergebnisse d. Physiol. **24**. 308 (1925); Giornale di biol. e med. sperim. **1**. 218. 222 (1925). Arch. di scienze biol. **8**. 347 (1926). — *O. M. Bernardi:* Arch. di scienze biol. **8**. 17 (1926). — [2]) Vgl. hierzu *G. Tesauro:* Arch. di scienze biol. **6**. 191 (1924). — [3]) Vgl. dazu *Otto Riesser*: l. c. 552. S. 243, Zitat [3]). — [4]) *Vernon*: J. of. physiol. **24**. 239 (1899). — *S. Vincent* u. *Th. Lewis*: J. of physiol. **26**. 445 (1901). — *S. Nukariya: Pflügers* Archiv. **211**. 82 (1926).

zustand des Muskels haben. Wir kommen hierauf noch zurück. Ferner haben wir schon S. 99 eine Starre — genannt Enthirnungsstarre — kennengelernt, die unser Interesse in hohem Maße weckt. Auch dieses Phänomens müssen wir noch gedenken.

Wir kennen nun noch einen Vorgang, der ohne unser Zutun, d. h. ohne Einwirkung von außen, zu einer Muskelverkürzung führt. Es ist dies die Totenstarre, Rigor mortis, oder, wie man mit *Riesser*[1]) besser sagt, die Absterbeverkürzung — die Totenstarre bildet den irreversiblen Endzustand. Sie hat aus mannigfachen Gründen von jeher größtes Interesse erweckt. Wir bemerken, daß Muskeln nach Aufhören der Blutzufuhr sich langsam verkürzen[2]). Es schließt sich an dieses Stadium die Absterbeverkürzung an. Es handelt sich bei ihr um einen Vorgang, der mit tiefgehenden Veränderungen des Zellgeschehens verknüpft ist. Ihr Endzustand, Starre, löst sich nach einiger Zeit wieder. Es kann jedoch, wie wir gleich erfahren werden, dieser letztere Vorgang in keinerlei Parallele mit der Muskelerschlaffung, die sich dem gewöhnlichen Kontraktionsvorgang anschließt, gesetzt werden. Auch das Geschehen, das der Muskelverkürzung zugrunde liegt, kann sicherlich nur in seinen ersten Anfängen — in dieser Phase liegt eine letzte Lebensäußerung des Muskelgewebes[3]) vor — mit jenem verglichen werden, das der unter gewöhnlichen Umständen sich vollziehenden Muskelverkürzung eigen ist[4]).

Bemerkenswert ist, daß weiße Muskeln in der Regel rascher erstarren als die roten[5]). Sehr interessant sind ferner Befunde der folgenden Art. Ruft man durch einseitige Exstirpation des Labyrinthes Tonusstörungen hervor[6]), dann beobachtet man, daß die Muskeln mit herabgesetztem Tonus später erstarren[7]). Einseitige Durchtrennung der hinteren Wurzeln bewirkt auch eine Verzögerung des Eintrittes der Erstarrung in der zugehörigen Muskulatur[8]). Noch recht unvollkommen sind unsere Kenntnisse des Verhaltens der glatten Muskulatur während des Absterbevorganges[9]), und doch könnte die eindeutige Entscheidung, ob es bei ihr ein mehr oder weniger vollkommenes Analogon zur Absterbeverkürzung und zur Totenstarre der übrigen Muskulatur gibt, uns vielleicht manche offene Frage auf dem Gebiete der Ursachen der Muskelverkürzung im allgemeinen beantworten helfen. Der Umstand, daß die glatten Muskelfasern kein oder doch nur wenig Laktazidogen enthalten[10]), weist schon darauf hin, daß Besonderheiten vorliegen. Wichtig

[1]) Vgl. *Otto Riesser*: l. c. 246. S. 243, Zitat [3]). — [2]) Vgl. *H. Stannius*: Arch. f. physiol. Heilkunde. **11**. 1 (1852). — [3]) Vgl. *E. Salkowski*: Z. f. klin. Medizin. **17**. Suppl. 97 (1890). — [4]) Über das Verhalten der Härte während der Absterbeverkürzung und der Totenstarre vgl. *E. Mangold*: *Pflügers* Archiv. **196**. 215 (1922). — *E. Mangold* u. *Carl Detering*: *Pflügers* Archiv. **198**. 279 (1923). — Über das Verhalten der Zugresistenz vgl. *T. Nakamura*: *Pflügers* Archiv. **205**. 92 (1924). — [5]) *Bierfreund*: *Pflügers* Archiv. **43**. 206 (1888). — [6]) Vgl. Physiologie III, Vorlesung 11. — [7]) *Ewald* u. *Willgerodt*: *Pflügers* Archiv **63**. 521 (1896). — [8]) *de Boer*: Z. f. Biol. **65**. 239 (1915). — Vgl. auch *Dusser de Barenne*: Verhandlungen d. konigl. akad. van wetensch. te Amsterdam. **21**. 1 (1919). — [9]) Vgl z. B. *Eckstein*: *Pflügers* Archiv. **181**. 183 (1920). — *P. Hecht*: *Pflügers* Archiv. **182**. 178 (1920). — *E. F. Hirsch*: J. of biol. chem. **45**. 297 (1921). — *Mangold*: Z. f. d. ges. experim. Med. **12**. 288 (1921); *Pflügers* Archiv. **188**. 303 (1921). — *M. Ohno*: *Pflügers* Archiv. **197**. 362 (1923). — *Y. Saito*: *Pflügers* Archiv. **198**. 191 (1923). — *G. Morita*: *Pflügers* Archiv. **205**. 108 (1924). — *M. Fraenkel* u. *G. Morita*: *Pflügers* Archiv. **207**. 165 (1925). — *H. Potonié*: *Pflügers* Archiv. **209**. 395 (1925). — [10]) *G. Embden*: Med. Klinik. Nr. 30 (1919).

ist der Nachweis, daß auch glatte Muskeln beim Absterbevorgang eine Anhäufung von Milchsäure aufweisen[1]). Erfolgt die Ausschaltung des Kreislaufes für den gesamten Organismus, dann ergreift die Absterbeverkürzung und anschließend die Totenstarre mehr und mehr sämtliche Muskeln. Die Erfahrung hat gezeigt, daß ihr zeitlicher Eintritt von mancherlei Momenten abhängig ist. Zunächst beobachtet man in der Regel, daß Herz- und Zwerchfellmuskulatur von der Starre ergriffen werden. Es folgen dann die Nacken- und Kiefermuskeln, die Rumpfmuskeln und schließlich diejenigen der oberen und unteren Extremitäten (*Nystens*che Reihe)[2]). Der Eintritt der Totenstarre wird durch Wärme begünstigt, durch Kälte verzögert[3]). Muskeln, die sich in gutem Ernährungszustand befinden, erstarren später als solche, die abgemagert sind[4]). Bemerkenswert ist ferner, daß Muskeln, die vom Zusammenhang mit dem Nervensystem gelöst sind, später erstarren, als solche, die in Verbindung mit ihm stehen[5]). Künstliche Erregung des Muskels vom Nerven aus oder direkte Reizung beschleunigt die Erstarrung[6]). Ein fast momentanes Erstarren ist — allerdings ganz vereinzelt — dann beobachtet worden, wenn Individuen mitten in großer Körperanstrengung vom Tode ereilt wurden[7]). Wahrscheinlich ist in diesen an sich seltenen Fällen der rasche Eintritt der Erstarrung[8]) auf die in der Muskulatur im Anschluß an ihre starke Betätigung vorhandene größere Milchsäuremenge zurückzuführen[9]). Deren Anwesenheit im Augenblick des Todes könnte unter Umständen auch dadurch mit veranlaßt sein, daß infolge großer Körperanstrengungen und vorhandener psychischer Erregungszustände — man hat z. B. gehetztes Wild im Zustand sofortiger Erstarrung vorgefunden — sich Kreislaufstörungen einstellen. In deren Gefolge könnte infolge ungenügender Blutversorgung des Muskelgewebes die Beseitigung fortlaufend entstehender Milchsäure eine unzureichende sein.

Das Problem der Absterbeverkürzung, der Totenstarre und seiner Lösung fesselt unser Interesse in mannigfacher Hinsicht. Wir möchten gerne erfahren, welches Geschehen den genannten Prozessen zugrunde liegt, und ob Beziehungen zum gewöhnlichen Kontraktions- und Erschlaffungszustand vorhanden sind. Wir haben im Laufe unserer Darstellungen so häufig erfahren, daß Störungen uns Vorgänge enthüllen können, die uns sonst verborgen bleiben. Überblicken wir die zahlreichen

---

[1]) *Ernst Mangold* u. *Constanze Schmitt-Krahmer*: Biochem. Z. **167**. 1 (1926); **169**. 186 (1926). — *C. L. Evans*: Biochem. j. **19**. 1115 (1925). — [2]) *Nysten*: Recherches de physiol. et chimie pathol. Paris 1811. — Von der *Nysten*schen Regel sind auch Abweichungen beobachtet. Vgl. hierzu u. a. *Langendorff* u. *Gerlach*: *Pflügers* Archiv. **55**. 481 (1893). — *Nagel*: *Pflügers* Archiv. **58**. 279 (1894). — [3]) *Bierfreund*: *Pflügers* Archiv. **43**. 206 (1888). — [4]) Vgl. hierzu *Lee* u. *Harrold*: Arch. ital. de biol. **36**. 75 (1901). — [5]) *v. Eiselsberg*: *Pflügers* Archiv. **24**. 229 (1881). — [6]) *Meyrowski*: *Pflügers* Archiv. **78**. 77 (1899). — [7]) *L. Hermann* im Handbuch der Physiologie (herausgegeben von *Hermann*) **1**. 140 (1879). — *Brown-Séquard*: C. r. de l'acad. des sc. **103**. 622, 674 (1886). — *Seydel*: Vierteljahresschr. f. gerichtl. Med. **50**. 76 (1888). — *Féré*: C. r. de la soc. de biol. 5 (1898). — [8]) Vgl. hierzu *K. Meixner*: Deutsche Z. f. d. ges. gerichtliche Med. **2**. 398 (1923). — *Johannnes Baumann*: Deutsche Z. f. d. ges. gerichtl. Med. **2**. 647 (1923). Man hat auch von einer kataleptischen Totenstarre gesprochen. — [9]) In der oben erwähnten „*Nysten*schen Reihe" kommt offenbar auch die verschiedene Beanspruchung der einzelnen Muskelarten vor dem Tode in Betracht. Vgl. hierzu *E. Naumann*: *Pflügers* Archiv. **169**. 517 (1917).

Forschungen, die der Aufklärung der Entstehung der Absterbeverkürzung und der Totenstarre gewidmet worden sind, dann nimmt unser Interesse in allererster Linie die Feststellung gefangen, daß sie in einer Atmosphäre von reinem Sauerstoff nicht eintritt[1]). Ferner ist von größter Bedeutung, daß es zur Bildung von Milchsäure und Phosphorsäure unter Abnahme und schließlichem Schwund des Laktazidogens kommt. Wird die sich bildende Milchsäure durch Herausdiffundierenlassen entfernt, dann kommt es auch bei Sauerstoffabschluß nicht zur Totenstarre[2]). Ferner ist Wärmebildung beobachtet. Endlich ist bedeutsam, daß die Absterbeverkürzung in ihren Anfangsstadien reversibel ist. Alle diese Feststellungen zusammen haben die folgende Vorstellung von ihrem Zustandekommen und demjenigen der an sie sich anschließenden Totenstarre entstehen lassen. Infolge der aufgehobenen Blutzufuhr und der damit verbundenen Absperrung der Sauerstoffversorgung fällt die oxydative Entfernung von Milchsäure fort[3]). Zugleich entsteht offenbar ein Zustand, der dem Ablauf der Kettenreaktion: Laktazidogen ⟶ Milchsäure + Phosphorsäure ⟶ Laktazidogen hinderlich ist. Zunächst bedingt die Anwesenheit von Milchsäure von einer bestimmten Menge an, wie schon S. 236 betont, das Einsetzen der Verkürzung. In dieser Phase dürfte das ganze Geschehen innerhalb der Muskelzellen jenem entsprechen, das einer gewöhnlichen Muskelkontraktion zugrunde liegt. In dem Augenblicke, in dem der Gehalt an Milchsäure immer weiter steigt, ohne daß Maßnahmen zu ihrer Beseitigung eintreten, vollzieht sich die weitere Muskelverkürzung unter Bedingungen, die nicht den normalen Verhältnissen entsprechen[4, 5]). Wir können die sich jetzt vollziehenden Vorgänge jenen zur Seite stellen, die wir S. 241 bei der Besprechung der Säurewirkung auf Muskelgewebe kennengelernt haben. Unter dem Einfluß der Säureanhäufung bilden sich irreversible Strukturänderungen heraus, die sowohl einzelnen Zellinhalt, wie z. B. den Zustand von Eiweißteilchen, betreffen als auch das ganze Gefüge der Muskelzellen tiefgehend verändern. Von diesen Gesichtspunkten aus können wir uns auch ein Bild davon machen, weshalb dann, wenn der absterbende Muskel noch in Beziehung zum Nervensystem steht, oder Reize ausgeübt werden, das Eintreten der Totenstarre beschleunigt wird. In beiden Fällen kommt es zur Auslösung von Erregungen, in deren Gefolge Laktazidogenabbau eingeleitet wird. Damit wird der Ausbildung eines Säureüberschusses vorgearbeitet.

---

[1]) *W. M. Fletcher*: J. of. physiol. **28**. 474 (1902). — *H. Winterstein*: *Pflügers* Archiv. **120**. 225 (1907); **191**. 184 (1921). — Wird der Muskel vor dem Einbringen in eine O_2-Atmosphäre gereizt, dann tritt Totenstarre ein. Vgl. hierzu *Hans Joachim Deuticke*: Z. f. physiol. Chemie. **149**. 259 (1925). — [2]) Vgl. *H. Winterstein*: *Pflügers* Archiv. **191**. 184 (1921). — [3]) Vgl. hierzu *W. McDougall*: J. of anat. and physiol. **31**. 410 (1897); **32**. 137 (1898). — [4]) Auch die sog. ischämische Muskelkontraktur, die nach Absperrung der Blutzufuhr zu Muskelgebieten eintritt, ist im Sinne einer Anhäufung von Milchsäure im Gefolge von Sauerstoffmangel zu deuten. Vgl. *Otto Beck*: Arch. f. klin. Chirurgie. **120**. 61 (1922). — [5]) *Ernst Mangold* (*Pflügers* Archiv. **182**. 205 [1920]) teilt Beobachtungen mit, wonach eine Muskelzelle gleichzeitig Fibrillen enthalten kann, die sich im Zustand der Totenstarre befinden, während andere noch erregbar und kontraktionsfähig sind.

Was nun die Lösung der Totenstarre anbetrifft, so bedeutet sie ohne Zweifel nicht einen reversiblen Vorgang, der zum Ausgangszustand zurückführt, vielmehr schließt sie eine weitere Zerstörung der Zellstruktur in sich[1]). Die Selbstregulationen der absterbenden Zelle sind gestört. Es fehlen die Ausgleichsreaktionen. Die gestörten Gleichgewichte werden nicht mehr automatisch ausgeglichen. Gewiß machen sich frühzeitig auch Abbauvorgänge durch die vorhandenen Zellfermente geltend. Das Schicksal der Muskelzelle ist besiegelt. Sie fällt der vollkommenen Auflösung anheim. Baustein wird von Baustein gelöst. Die zusammengesetzten Verbindungen werden in ihre Anteile gespalten, und diese selbst unterliegen einem weitergehenden Abbau. Bald kommen Mikroorganismen hinzu, die den ganzen Auflösungsprozeß vollenden. In jedem Organismus sind jene Faktoren zugegen, die, sobald jenes Geschehen, das wir als Leben bezeichnen, aufgehört hat, sich geregelt zu vollziehen, alle jene Vorgänge einleiten, die ihn in Material umwandeln, das einer anderen Organismenwelt als Baumaterial und Energiequelle dienen kann.

---

[1]) *H. H. Weber*: *Pflügers* Archiv. **187**. 165 (1921); **191**. 186 (1921). — *Hin*: *Pflügers* Archiv. **202**. 144 (1924). — Vgl. auch *O. v. Fürth* u. *E. Lenk*: Biochem. Z. **33**. 341 (1911).

Vorlesung 10.

Die Funktionen der Muskulatur

(Fortsetzung).

Das Verhalten des Muskelgewebes bei der Einwirkung von Reizen. Einzel- und Dauerkontraktion. Erregungsströme. Muskelton. Verlauf der Muskelkontraktion. Alles-oder-Nichts-Gesetz.

Überblicken wir das, was wir bis jetzt über die Eigenschaften des Muskelgewebes und insbesondere über seine Fähigkeit, sich zu verkürzen und wieder zu verlängern, kennengelernt haben, dann erkennen wir, daß noch ein weiter Weg zurückzulegen ist, bis wir imstande sein werden, ein lückenloses Bild aller jener Vorgänge zu entwerfen, die den verschiedenen Funktionszuständen des genannten Gewebes entsprechen. Es fehlt zur Zeit die wichtigste Grundlage, nämlich die genaue Kenntnis der physikalisch-chemischen Struktur der Muskelzelle. Es genügt nicht, zu wissen, daß sich mikroskopisch bestimmte ihrer Anteile abgrenzen und während und nach der Kontraktion verfolgen lassen. Unser Bestreben muß vielmehr sein, alle einzelnen Zellbestandteile in ihren Eigenschaften und Beziehungen zueinander kennenzulernen. Wir wissen, daß z. B. im kolloiden Zustand befindliche Teilchen sich bestimmten Bedingungen gegenüber ganz verschieden verhalten können. Während das eine Teilchen quillt, zeigt das andere im Gegenteil eine Abnahme seines Quellungsgrades[1]). Es ist ganz gut möglich, daß in der Muskelzelle Teilchen vorhanden sind, die eine bestimmte Anordnung besitzen und bei der Wasseraufnahme in ganz bestimmter Richtung ihr Volumen vergrößern, während andere unter den gleichen Bedingungen gleichzeitig entquellen, um selbst wieder bei einem Wechsel der Bedingungen einen erhöhten Quellungsgrad aufzuweisen, während die ersteren Wasser abgeben. Solange wir in das physikalisch-chemische Geschehen innerhalb Muskelzellen nicht tiefer einzudringen vermögen, als es jetzt der Fall ist, werden verschiedene Anschauungen über das dem Kontraktions- und Erschlaffungszustand zugrunde liegende Geschehen um die Vorherrschaft ringen. Immer wieder werden aus den vorhandenen Lücken in unseren Kenntnissen heraus Schwierigkeiten auftauchen, wenn es gilt, die Frage zu entscheiden, ob ein durch bestimmte Einwirkungen hervorgerufener Verkürzungszustand jenem gleichgesetzt werden darf, der dann auftritt, wenn innerhalb des Organismus durch

[1]) Vgl. Physiologie II, S. 43.

einen Impuls Muskelzellen zur Kontraktion gebracht werden, oder der gleiche Vorgang z. B. durch direkte oder indirekte Reizung eines Muskels zur Auslösung kommt. Das äußerlich gleiche Geschehen der Muskelverkürzung kann innerlich ganz verschiedene Ursachen haben. Es fehlt uns zur Zeit in mancher Hinsicht die Möglichkeit einer eindeutigen Klarstellung des im Einzelfall vorhandenen Strukturzustandes des Muskelzellinhaltes. Infolgedessen ist es zur Zeit auch nicht möglich, aus den zahlreichen Beobachtungen über Beeinflussungen von Muskelgewebe mittels chemischer, physikalisch-chemischer u. s. w. Einwirkungen das herauszunehmen, was unsere Kenntnisse über den „normalen" Kontraktionsvorgang fördern kann. Wir müssen auch die Frage offen lassen, ob scheinbar gleichem Geschehen auch gleiche Angriffspunkte jener Einwirkungen zukommen, die jenes zur Auslösung bringen. An und für sich spricht vieles dafür, daß ein bestimmter Funktionszustand nicht nur durch eine stets gleiche Reaktionsfolge erreicht wird, sondern daß diese auch in immer gleicher Weise zur Auslösung kommt, mag der Anstoß dazu auch noch so mannigfaltig in seiner Art sein. Wir können ein Gewicht, das an einem Faden aufgehängt ist, auf sehr viele Arten zum Fallen bringen. Die Ursache des letzteren Vorganges, und er selbst bleiben sich gleich, gleichgültig, ob der Faden durchschnitten oder seine Kontinuität durch Einwirkung von Hitze oder einer starken Säure u. s. w. aufgehoben wird. Ebenso könnten die mannigfachsten Einflüsse im Muskelgewebe gleiche Bedingungen schaffen. Dazu kommen dann ohne Zweifel in den meisten Fällen sekundäre Umgestaltungen, die das Wechselspiel zwischen jenen Bedingungen, die zu einer Verkürzung und dann wieder zu einer Verlängerung führen, unmöglich machen. Es gilt diese sekundären Wirkungen von dem primären Einfluß, der die Muskelverkürzung zur Auslösung bringt, zu trennen und den im Einzelfall erreichten Endzustand des Muskelgewebes für sich zu betrachten.

Wenn wir ein bestimmtes Geschehen in unserem Organismus in allen seinen Anteilen klar erkennen wollen, dann versuchen wir die Gesamtfunktion in Teilfunktionen aufzulösen, und diese für sich getrennt zu studieren. Sind gesicherte Ergebnisse erzielt, dann beginnt die Synthese, d. h. wir versuchen dann, den Endvorgang aus den Teilfunktionen zu verstehen. Genau so gehen wir bei der Aufklärung der Funktionen des Muskelgewebes vor. Wir wissen, daß die Muskeln an Bewegungsvorgängen beteiligt sind. Wir können diese in jedem Einzelfall studieren und prüfen, wie bestimmte Funktionszustände der Muskulatur sich z. B. in der Stellung von Extremitätenanteilen auswirken und verfolgen, in welcher Art und Weise das zugehörige Gelenk an dem ganzen Bewegungsvorgang teilnimmt. Bevor wir jedoch allen diesen Fragen nachgehen, wollen wir die Bedingungen, unter denen die Muskeln in Funktion treten, kennenlernen. Wir wollen erfahren, was in ihnen vorgeht, wenn ein Reiz die sie zusammensetzenden Zellen trifft. Die Eigenschaften des Muskelgewebes haben wir bereits kennengelernt und erfahren, daß unter diesen die elastischen sich seinem Funktionszustand anpassen, d. h. sie sind nicht ein für allemal gegebene. Jetzt gilt es noch die Auswirkungen von Reizen und ihren

Angriffspunkt kennenzulernen. Was vollziehen sich von dem Augenblick an, in dem ein Reiz wirksam wird, für Vorgänge? In welcher Weise greifen Stoffwechselvorgänge ein? Welche Bedeutung haben diese für bestimmte Teilfunktionen? Vor allem fesselt unser Interesse der Umstand, daß mittels Muskeltätigkeit Arbeit geleistet werden kann. Dazu ist Energie notwendig. Woher nimmt die Muskelzelle diese? Mit welchem Nutzwert wird sie von der Muskelzelle verwendet? Alle diese Fragen wollen wir nun zu beantworten suchen.

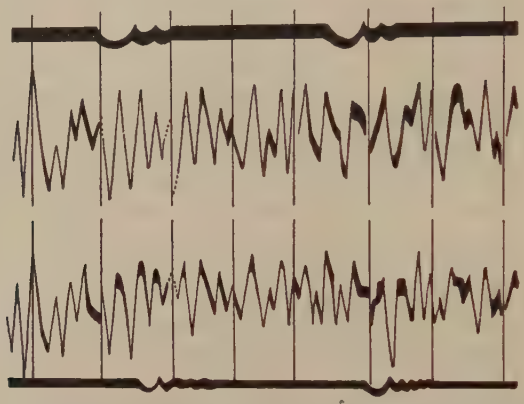
Beginnen wir zunächst mit der Analyse jener Vorgänge, die Reiz und Reizerfolg miteinander verknüpfen. Wir erinnern uns des Umstandes, daß unter gewöhnlichen Verhältnissen die Muskelzellen vom zugehörigen Nerven aus in den erregten Zustand übergeführt werden. Einerseits kommen Reizauslösungen in Frage, die von Sinneszellen aus auf dem Wege sensibler Nervenbahnen auf motorische übertragen werden — Reflexe aller Art —, und andererseits handelt es sich um Willensimpulse, die von bestimmten Großhirnrindenbezirken ausgehen. Die durch sie geschaffenen Zustandsänderungen teilen sich gleichfalls Nervenbahnen mit, und zwar steht jeder Art von Reizauslösung in der Peripherie nur eine Bahn, nämlich der zerebrale oder spinale periphere Nerv mit dem zugehörigen System von Nervenzellen zur Verfügung. Gehen wir von einer Beobachtung aus, die wir jederzeit an uns selbst machen können. Wir beugen den Arm im Ellbogengelenk und heben dabei den Unterarm. Wir betasten während dieses Vorganges den M. biceps und erkennen, daß er dicker wird. Bei genauerer Betrachtung des Verhaltens des Muskels bemerken wir auch, daß er sich zugleich verkürzt hat, d. h. wir haben den gleichen Vorgang vor uns, wie wenn wir z. B. einen aus dem Körper entfernten Muskel vom Nerven aus oder auch direkt beispielsweise mittels eines elektrischen Stromstoßes reizen. War der Reiz stark genug, dann verkürzt sich dieser, gleichzeitig wird er dicker. Es fragt sich nun, ob der willkürlich zur Kontraktion gebrachte Muskel sich im gleichen Zustand befindet, wie der von einem Einzelreiz getroffene. Das Studium dieses Problemes hat zu Ergebnissen von großer Tragweite geführt. Es sei gleich vorweggenommen, daß mit wenig Ausnahmen die willkürlichen Muskelkontraktionen Dauerverkürzungen, Tetani, darstellen und nicht einer Einzelzuckung entsprechen. Diese Erkenntnis war nur möglich, nachdem man an isolierten Muskeln die Bedingungen festgestellt hatte, unter denen es zu einer Einzel- und zu einer Dauerzuckung kommt. Ferner war es notwendig, die mit beiden Arten von Zuckungen einhergehenden Erscheinungen genau zu analysieren und in allen Einzelheiten kennenzulernen. Ferner entstand die Frage, ob ein Einzelreiz einen Tetanus zu erzeugen vermag, oder aber, ob dazu viele sich in bestimmtem Abstand folgende Reize erforderlich sind. Diese Darlegung soll verständlich machen, aus welchen Gründen eine so gründliche und ausgedehnte Forschungsarbeit aufgewandt worden ist, um zunächt am isolierten Muskel die Erfolge von verschiedenen Reizen festzustellen und vor allem auch quantitative Beziehungen zwischen Reiz und Reizerfolg ausfindig zu machen. Wir können uns bei unseren Darlegungen in vieler Hinsicht kurz fassen, weil vielfach eine Anknüpfung an bereits Bekanntes möglich ist.

Das Studium der Hervorrufung von Muskelkontraktionen mittels verschiedenartiger Reize hat Ergebnisse gezeitigt, die mehr und mehr die Möglichkeit geschaffen haben, die in Betracht kommenden Vorgänge von gemeinsamen Gesichtspunkten aus zu betrachten. Diese stehen in unmittelbarer Beziehung zu solchen, denen wir bei der Besprechung der Funktionen der peripheren Nerven begegnet sind. Motorischer Nerv und Muskel gehören ebenso innig zueinander, wie Sinnesepithel und sensibler Nerv nebst den ihm angeschlossenen Ganglienzellgebieten. Wie Sinneszellen durch Reize in den erregten Zustand übergeführt werden, und die Erregung dann durch Vermittlung der angeschlossenen Nervenbahn dem zugehörigen nervösen Zentrum zugeleitet wird, und dieses dadurch in Tätigkeit gerät, so ist unter gewöhnlichen Verhältnissen die Muskelzelle in ihrem Funktionszustand von der Übermittlung von Erregungen von nervösen Zentren aus abhängig. Verknüpft ist sie mit diesen durch die motorische Nervenbahn. Wir haben S. 130 dargelegt, wie der die Erregung auslösende Reiz einen Zustand schafft, der sich über den Nerven mit bestimmter, sich gleichbleibender Geschwindigkeit fortpflanzt. Die Potentialunterschiede, bedingt durch Verschiebung von Ionenkonzentrationen, die ihrerseits wieder in engster Beziehung zu Veränderungen der Eigenschaften von Phasengrenzflächen (Membranen) stehen, bilden in Gestalt von Stromstößen das Moment der Reiz- und damit der Erregungsfortpflanzung (vgl. hierzu S. 203). An der Übergangsstelle der Nervenfaser in die Muskelfaser vollzieht sich die Übermittlung von Reiz und Erregung auf die letztere. Die S. 137 erwähnte refraktäre Phase löst in gewissem Sinne den erregten Zustand im Nerven ab. Die „Erregungswelle" wird in ihm vernichtet. Sie schreitet in der Muskelfaser fort, und zwar nach allen unseren Kenntnissen offenbar mit gleichbleibender Geschwindigkeit. Ebenso, wie im Nerven und übrigens auch in anderen Gebilden, denen die Eigenschaft zukommt, jenen Zustand einzunehmen, den wir den erregten nennen, erkennen wir den Eintritt des Erregungszustandes an dem Auftreten von Potentialunterschieden. Legen wir an den unverletzten, ruhenden Muskel unpolarisierbare Elektroden an, und verbinden wir diese mit einem Instrument, das elektrische Ströme nachweist, dann erkennen wir, daß er in der Regel stromlos ist. Wir haben dieses Umstandes schon S. 168 gedacht und auch erwähnt, daß dann, wenn eine Verletzung oder sonstige Schädigung des Muskels herbeigeführt wird, sog. Ruheströme in Erscheinung treten. Wir erfuhren weiterhin, daß die auf einen Reiz hin erfolgende Muskelkontraktion mit dem Auftreten von Erregungsströmen verknüpft ist. Diese sind den genannten Strömen entgegengesetzt gerichtet. Wir haben auch schon die große Bedeutung der Erregungsströme[1]) kennengelernt und wollen an dieser Stelle im wesentlichen nur jener Befunde gedenken, die uns Einblick in besonderes Geschehen im Muskelgewebe ermöglichen. Dahin gehört die Aufklärung des Tetanus als eines Zustandes des Muskels, der nur scheinbar einem

[1]) Über Erregungsströme der glatten Muskulatur vgl. u. a. *A. Tschermak: Pflügers* Archiv. **175**. 105 (1919). — *H. H. Funke:* Arch. néerl. de physiol. **9**. 440 (1924).

Gleichgewicht entspricht. Zu seiner Aufrechterhaltung bedarf es der fortlaufenden Zufuhr von Reizen. Man erkennt das daran, daß bei Ableitung von einem in Dauerverkürzung befindlichen Muskel zu einem stromnachweisenden Instrument — z. B. zu einem Saitengalvanometer — rhythmisches Auftreten von Erregungsströmen feststellbar ist. Die Saite des genannten Apparates schwingt rhythmisch hin und her. Bei Ableitung von willkürlich angespannten Muskeln hat man Erregungsströme in Intervallen zwischen 50 und 100 pro Sekunde festgestellt[1]). In Abb. 87[2]) ist das Ergebnis der Auf-

Abb. 87.



M. biceps. Zweifachableitung. Querabstand der Ableitungsstrecken 1·7 *cm*: intrapolare Strecke 5·2 *cm*. Zeit in $^1/_5$ Sekunde. Die oberste und unterste Kurve bedeuten die Zeitmarke. Die vertikalen Striche bringen das Zusammenfallen der einzelnen Wellenanteile der oberen und unteren Kurven zur Anschauung.

nahme von Erregungsströmen während einer starken Willkürinnervation des M. biceps wiedergegeben, und zwar wurde von zwei Stellen aus abgeleitet. Es galt die Frage zu entscheiden, ob die Erregungsströme verschiedener Muskelbündel in ihrem Rhythmus übereinstimmen oder nicht. Wie die in Abb. 87 wiedergegebenen Kurven zeigen, war das der Fall[3]). Was nun die Ausdeutung der Erregungsstrombilder anbetrifft, so muß zunächst hervorgehoben werden, daß die Verhältnisse bei den Muskeln viel komplizierter liegen als bei den Nerven, ist doch der Bau dieser letzteren viel einfacher und vor allem gleichmäßiger als derjenige der Muskeln. Unsere Muskulatur zeigt fast durchwegs einen gefiederten Bau. Die Fiederung ist dazu zumeist noch unregelmäßig.

[1]) Vgl. hierzu *H. Piper: Pflügers* Archiv. **119**. 301 (1907); Z. f. Biol. **50**. 393, 504 (1908); **52**. 86 (1909); **53**. 140 (1910). — *F. Buchanan:* Quart. j. of. exp. physiol. **1**. Nr. 3 (1908). — *R. Dittler* u. *S. Garten:* Z. f. Biol. **58**. 420 (1912). — *Fahrenkamp:* Z. f. Biol. **59**. 426 (1913). — *Buytendijk:* Z. f. Biol. **58**. 241 (1912). — *Kohlrausch:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 39 (1912). — *R. Dittler* u. *H. Günther: Pflügers* Archiv. **115**. 251 (1914). — *A. V. Hill:* Proceed. of. the physiol soc. 12. März. J. of physiol. **55**. (1921). — *L. Lapicque:* C. r. de la soc. de biol. **87**. 424 (1922). — *R. Margaria:* Arch. di scienze biol. **9**. 109 (1926). — [2]) Entnommen: *E. Bass* u. *W. Trendelenburg:* Z. f. Biol. **74**. 128 (1922). — [3]) Vgl. hierzu auch *K. Wacholder* u. *H. Altenburger: Pflügers* Archiv. **212** 666 (1926).

Ferner sind auch die Nervenendigungen unregelmäßig verteilt. Es spricht, wie S. 5 mitgeteilt worden ist, mancher Befund dafür, daß einzelne und vielleicht sogar alle Muskelfasern von zwei verschiedenen Segmenten aus Nervenfasern erhalten. Es würde uns daher an und für sich nicht überraschen, wenn die von den einzelnen Muskeln abgeleiteten Erregungsströme ein wechselvolles Bild darbieten würden. Nun hat jedoch die Erfahrung gezeigt, daß jeder Muskel bei Reizung des zugehörigen Nerven mit einem Induktionsschlag bei geeigneter Lage der Ableitungselektroden ganz charakteristische Erregungsstrombilder liefert[1]). Ihr Aussehen ist bei der gleichen Muskelart bei verschiedenen Individuen verschieden. Wir können in gewissem Sinne jeden einzelnen Muskel eichen, d. h. seinen Erregungsstrom bei einem Einzelreiz aufnehmen und dann an Hand dieses Grundversuches prüfen, ob bei anderen Reizarten, bei anderer Reizfolge u. s. w. andere Erregungsstrombilder in Erscheinung treten. Von diesen Gesichtspunkten aus können wir in jedem Einzelfall vom Verlauf des Erregungsstromes aus auf das Geschehen in Nerv und Muskel gewisse Rückschlüsse ziehen. Wir können, um ein Beispiel zu erwähnen, einen Muskel zunächst direkt reizen, dann lassen wir eine Reizung des zugehörigen motorischen Nerven folgen, um dann schließlich die Erregungswelle vom sensiblen Nerven aus auf den motorischen übergehen zu lassen. Jedesmal erfolgt eine Muskelkontraktion, vorausgesetzt, daß der Reiz Schwellenwert hat. Wählen wir einen Einzelreiz, dann zeigt das Auftreten des gleichartigen Erregungsstromes den einheitlichen Erfolg der von verschiedenen Stellen aus ausgeübten Reize an. Sobald sich Reize in rascher Folge auswirken, wie es bei der willkürlichen Kontraktion des Muskelgewebes der Fall ist, komplizieren sich die Verhältnisse in mancher Hinsicht. In Abb. 87 erkennt man, daß der Rhythmus des Auftretens der Erregungsströme kein ganz gleichmäßiger ist. Es kann das mannigfache Ursachen haben. Einerseits besteht die Möglichkeit, daß die vom Zentralnervensystem ausgehende Innervation nicht ganz regelmäßig ist, andererseits können sich auch Einflüsse geltend machen, die sich bei der Überleitung der Impulse vom Nerven zum Muskel auswirken. Ferner kommt der Eigenrhythmus der kontraktilen Substanz des Muskels in Frage[2]). Endlich muß mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß durch die Muskelkontraktion und die damit verknüpften Umstellungen mannigfacher Natur Verhältnisse geschaffen werden, die zur Ausbildung weiterer Potentialunterschiede führen. Die abgeleiteten Erregungsströme stellen das jeweilige Ergebnis alles Geschehens dar, das augenblicklich mit der Hervorbringung von Potentialunterschieden verknüpft ist[3]). Es sei in dieser Hinsicht auf die schon S. 205

---

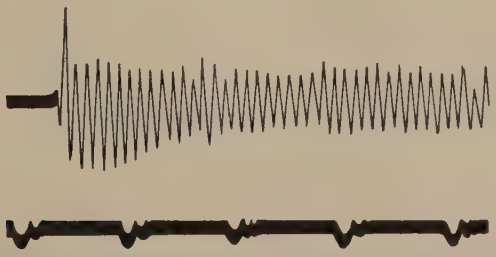
[1]) Vgl. hierzu *Paul Hoffmann:* Untersuchungen über Eigenreflexe (Sehnenreflexe) menschlicher Muskeln. J. Springer, Berlin 1922. — [2]) Vgl. hierzu *J. Burdon-Sanderson:* J. of physiol. **18**. 117 (1895). — *H. Buchanan:* J. of physiol. **27**. 95 (1901). — *S. Garten:* Abhandl. der kgl. sächs. Gesellsch. d. Wiss., math.-physikal. Kl. **26**. 331 (1901). — Vgl. auch *R. Dittler* u. *H. K. Müller:* Sitzungsber. d. Ges. z. Förd. d. ges. Naturwiss., Marburg, **61**, 2 (1926). — [3]) *W. W. Prawdicz-Neminski* (*Pflügers* Archiv. **210**. 223 [1925]) unterscheidet Hauptwellen (große Wellen) — bis zu 80 pro Sekunde — kleine, frequente Wellen und solche 3. Ordnung (Gruppenschwingungen) in den Erregungsströmen willkürlich zur Kontraktion gebrachter Muskulatur.

erwähnte Beobachtung hingewiesen, wonach neben den Hauptwellen in den Erregungsstromkurven solche anderer Art zu bemerken sind[1]). Ferner ist nachgewiesen worden, daß die bloße Deformation von Muskeln das Auftreten von Potentialunterschieden — Deformationsströme genannt — zur Folge haben kann[2]). Sicherlich spielen in dem ganzen Auftreten von Erregungsströmen auch die Auswirkungen der fortwährend stattfindenden Erregungen in Sinneszellen der Muskeln eine Rolle. Unausgesetzt laufen bei jeder Kontraktion und Spannungsänderung im Muskel Erregungen zentralwärts, die nun ihrerseits Einfluß auf die Willkürinnervation haben können[3]). Vielleicht wird man in nicht allzu ferner Zeit imstande sein, jenen Anteil der gesamten zentralen Einwirkung auf Muskelgewebe herauszuheben, der der reinen Willkürinnervation entspricht, und denjenigen abzugrenzen, der unter dem Einfluß extrapyramidaler Systeme zustande kommt. Bei jeder Willkürinnervation spielen Vorgänge eine Rolle, die in das Gebiet der Reflexe gehören, und zwar handelt es sich dabei nicht nur um solche, die im Rückenmark selbst zur Durchführung kommen, vielmehr dürften jene Systeme unter Mitwirkung des Kleinhirnes beteiligt sein, die wir in den Vorlesungen 2 und 3 kennengelernt haben. Es ist die durch Willkürimpulse eingeleitete Dauerkontraktion des Muskels kein einfacher Vorgang und vor allem in keinem Augenblick eine rein motorische Leistung, vielmehr werden sofort Anteile des sensiblen Systems mit in das ganze Geschehen eingespannt. Propriozeptive Reize geben fortwährend Anlaß zu Anpassungsreaktionen, sei es nun in Gestalt von Veränderungen im Zustand des Muskelgewebes, sei es, daß Stoffwechselregulationen erfüllt werden. Es ist verständlich, daß diese Mannigfaltigkeit der die Dauerkontraktion begleitenden Vorgänge sich auch in dem Auftreten von Potentialunterschieden auswirkt. Wir dürfen nie außer acht lassen, daß das, was wir registrieren, einen Einzelvorgang darstellen kann; ebensogut ist es jedoch möglich, daß sich uns eine ganze Summe von Geschehnissen offenbart. Messen wir in irgendeinem Gewebe die gerade herrschende Temperatur, dann ist nicht gesagt, daß jede einzelne Stelle in ihm dieselbe aufweist, vielmehr besteht die Möglichkeit, ja Wahrscheinlichkeit, daß das, was wir messen, das Ergebnis zahlreicher Einzelkomponenten darstellt. Das gleiche gilt z. B. auch von der Feststellung der Reaktion an irgendeiner Stelle des Organismus. Wir finden einen bestimmten Wert, der jedoch nicht im Sinne einer in gewissem Sinne starren Größe aufgefaßt werden darf, vielmehr vollziehen sich fortgesetzt Änderungen in der Reaktion, die jedoch sofort Ausgleichsreaktionen

[1]) Vgl. auch *Kurt Wachholder: Pflügers* Archiv. **199**. 595 (1923). — *V. Henriquez* u. *J. Lindhard: Pflügers* Archiv. **200**. 11 (1923). — [2]) *E. du Bois Reymond:* Unters. über die tierische Elektrizität. **2** (2) 3. Abschnitt. Kap. 8. 158. — *J. de Meyer:* C. r. de la soc. de biol. **83**. 301 (1920); Arch. internat. de physiol. **16**. 64. 172, 193 (1921). — *Hans Lehmann: Pflügers* Archiv. **207**. 316 (1925). — Vgl. auch über den Einfluß der Spannung auf die Erregungsströme *A. Forbes, L. H. Ray* u. *A. Mac H. Hopkins:* Americ. j. of physiol. **65**. 300 (1923). — *J. F. Fulton:* J. of physiol. **60**. XXI (1925). — Über den Einfluß der Dehnung vgl. *H. Altenburger: Pflügers* Archiv. **214**. 524 (1926). — [3]) Vgl. u. a. *J. G. Dusser de Barenne:* Skand. Arch. f. Physiol. **43**. 107 (1923). — *E. D. Adrian* u. *Y. Zottermann:* J. of Physiol. **61**. 465 (1926).

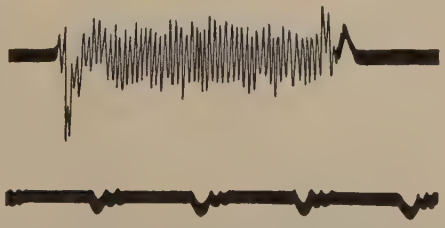
rufen. Könnten wir an Stelle der Feststellung der Resultante von ungezählten Reaktionsschwankungen diesen selbst folgen, dann würden wir mit einem Schlage einen tiefen Einblick in Feinheiten des Zellstoffwechsels und Zellgeschehens gewinnen, der unsere Kenntnisse in jeder Hinsicht ganz außerordentlich fördern würde. Wir dürfen nicht ruhen, bis die Methodik so weit entwickelt ist, daß sie uns alle Einzelreaktionen und -umstellungen zu erkennen erlaubt. Der Umstand, daß es mit der Weiterentwicklung der Methodik des Nachweises von Erregungsströmen gelungen ist, diese einer schon recht weitgehenden Analyse zu unterwerfen, weckt große Hoffnungen.

Abb. 88.



M. brachioradialis des Menschen. Erregungsströme bei faradischer Reizung des zugehörigen Nerven mit einem Stimmgabelunterbrecher von der Frequenz 50 in der Sekunde. Die unterste Linie gibt die Zeit in $^1/_5$ Sekunde wieder.

Abb. 89.



M. brachioradialis des Menschen. Erregungsströme bei faradischer Nervenreizung mit einem Stimmgabelunterbrecher von der Frequenz 100 in der Sekunde. Untere Kurve = Zeit in $^1/_5$ Sekunde.

Es sei an dieser Stelle eingefügt, daß man auch dann rhythmische Erregungsströme vom Muskelgewebe ableiten kann, wenn dieses z. B. mittels faradischer Reize, d. h. rhythmisch sich in rascher Folge wiederholender Stromstöße, vom Nerven aus oder auch mittels direkter Reizung zu einer Dauerkontraktion gebracht wird. In Abb. 88 und 89[1]) ist das Ergebnis eines solchen Versuches dargestellt. Man erkennt einerseits den Rhythmus, in dem die Erregungsströme aufgetreten sind, und andererseits den Einfluß der Reizfrequenz.

Übrigens antwortet der Muskel nicht auf jede Reizfrequenz mit der entsprechenden Erregungsfrequenz. Bei einem Reizrhythmus bis

[1]) Entnommen: *E. Bass* u. *W. Trendelenburg:* l. c. Zitat [2]), S. 254.

zu 200 in der Sekunde ließ sich eine Übereinstimmung zwischen ihm und dem Erregungsrhythmus feststellen. Wurde jedoch die Zahl der Reize bis auf 300 erhöht, dann wurden die bis dahin regelmäßigen Schwingungen der Saite des Saitengalvanometers unregelmäßig. Bei noch weiterer Steigerung der Reizzahl stimmte die Anzahl der Oszillationen der Erregungskurve nicht mehr mit ihr überein[1]). Bei unseren Muskeln wird eine Reizfrequenz bis zu 200 in der Sekunde noch mit einem entsprechenden Erregungsrhythmus beantwortet. In diesem Zusammenhange sei erwähnt, daß die Muskelzelle ebenso, wie die Nerven und Nervenzellen und sicherlich jedes protoplasmatische Gebilde, einen Eigenrhythmus aufweist[2]). Wir dürfen diesen nicht in dem Sinne auffassen, als würde jede Reizfrequenz ihn hervorrufen. Er ist vielmehr als eine Art von Höchstleistung aufzufassen, die ihrerseits wieder von der ganzen Einstellung des erregbaren Gebildes abhängig ist, d. h. mit anderen Worten, es kann z. B. bei einer Reizfrequenz von 100 in der Sekunde der Muskel einen Erregungsrhythmus von ebenfalls 100 in der Sekunde aufweisen, obwohl dieser unter dem Eigenrhythmus liegt. Ebenso kann ein Nerv einen Erregungsrhythmus weiter geben, der unter seinem eigenen Rhythmus liegt. Dieser letztere macht sich dann bemerkbar, wenn höhere Reizfrequenzen einwirken, als ihm entspricht[3]). Es ist wohl möglich, daß beim Eintreffen von Reizen, die eine verschiedene Frequenz besitzen, derjenige davon am erfolgreichsten ist bzw. von dem betreffenden Gewebe in erster Linie weiter geleitet wird, dessen Frequenz dem Eigenrhythmus entspricht. Wir können aus dem vorhandenen Erregungsrhythmus gewisse Schlüsse auf den Ort ziehen, von dem die Erregung ausgegangen ist.

Die Beantwortung der Frage, wieviel Reize in der Zeiteinheit auf den Muskel einwirken, wenn er willkürlich in Dauerverkürzung versetzt wird, ist von größtem Interesse. Sie ist verschieden beantwortet worden. Es liegen Angaben von 50 Einzelreizen in der Sekunde bis zu mehreren hundert vor[4]). Hierzu ist zu bemerken, daß ohne Zweifel der Umstand, daß, wie wir S. 137 dargestellt haben, im Nerven während der Erregungsleitung refraktäre Phasen auftreten, der Möglichkeit einer Auswirkung von Reizen eine Grenze setzt. Trifft ein neuer Reiz ein, während eine Nervenstelle sich im refraktären Zustand befindet, dann bleibt er erfolglos. Auch die Muskelzelle weist nach eingetretener Erregung eine refraktäre Phase auf. Sie stellt übrigens nicht einen Zustand dar, der plötzlich erreicht und ebenso rasch wieder verlassen wird, vielmehr zerfällt sie in eine Periode der absoluten[5]) Unerregbarkeit und eine solche, während der eine Erregung wieder möglich ist, jedoch zeigt ihre Fortpflanzungs-

[1]) Vgl. *P. Hoffmann:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 430 (1909). — *J. Höber: Pflügers* Archiv. **177**. 309 (1919). — *J. Beritoff:* Z. f. Biol. **80**. 171 (1924). — [2]) Vgl. *S. Garten:* Abhandl. der kgl. sächs. Ges. d. Wissensch., math.-physikal. Kl. **26**. 332 (1901). — [3]) Es sind bei Reizung des Nervenmuskelpräparates des Frosches bei Reizfrequenzen von 300000 Dauerverkürzungen erzielt worden. Vgl. *L. Asher:* Skand. Arch. **43**. 6 (1923). — [4]) Vgl. z. B. *A. Forbes* u. *J. M. D. Olmsted:* Americ. j. of physiol. **73**, 17 (1925). — [5]) Eigentlich besagt dieser Ausdruck mehr, als wir wissen. Es handelt sich um einen Zustand, während dessen Bestehen mit den uns zur Zeit zur Verfügung stehenden Methoden keine Zeichen einer Erregbarkeit nachweisbar sind.

geschwindigkeit eine Verminderung[1]). Der Refraktärperiode folgt eine Exaltationsphase, d. h. eine Periode gesteigerter Erregbarkeit[2]). Hierauf ist der S. 170 mitgeteilte Befund zurückzuführen, wonach Reize, die einem vorausgegangenen in bestimmtem Abstand folgen, eine größere Wirkung entfalten, als wenn ihre Anbringung außerhalb der Phase einer Erregung fällt. Manche Beobachtungen sprechen dafür, daß die im Rückenmarke befindlichen motorischen Kerngebiete einen Eigenrhythmus von 50—60 pro Sekunde aufweisen. Wirken bei der Auslösung eines Tetanus noch andere Nervengebiete mit, wie es bei der willkürlichen Innervation der Fall ist, dann erfolgt eine Erhöhung der Reizfrequenz und damit der Anzahl der Erregungsströme in der Zeiteinheit. Es gesellen sich jene Erregungen hinzu, die wir S. 256 erwähnt haben[3]).

Von großem Interesse ist die Beobachtung, daß dann, wenn das motorische Gebiet der Großhirnrinde mit etwa 20 Reizen pro Sekunde erregt wird, von dieser zumeist mehr „Innervationsstöße" (bis zu 60) zum Muskel gesandt werden. Werden 50 Reize pro Sekunde ausgeübt, dann langt beim Muskel die gleiche Anzahl von Impulsen an. Übersteigt die Zahl der Reize die Anzahl von 60, dann bemerkt man in der Weitergabe von Erregungen eine Abnahme[4]). Wichtig ist ferner, daß bei Anbringung von 50 Reizen pro Sekunde die vom Muskel ableitbaren Erregungsströme eine große Regelmäßigkeit zeigen. Bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse der Beziehungen der Erregungsströme zu der Reizfrequenz, der Erregungsleitung in den Nerven, des Vorhandenseins einer absoluten und relativen refraktären Phase, des Einflusses der Verbindungsstelle zwischen Nerv und Muskel auf die Weitergabe der Erregung und ihrer Fortleitung in der Muskelzelle unter Berücksichtigung ihrer eigenen refraktären Phase und vor allem unter Rücksichtnahme auf den Eigenrhythmus der Vorderhornzellen, der peripheren Nervenbahn und endlich des Muskelgewebes selbst, erscheint es uns verfrüht, Einzelbefunde im Verhalten von Erregungsströmen in bestimmter Weise auszudeuten. Wir können wohl den Versuch unternehmen, aus diesem oder jenem Befunde uns ein Bild über bestimmte Wechselbeziehungen zwischen Einzelvorgängen innerhalb des Gesamtsystems „Nervengewebe-Muskel" zu machen, wir müssen uns jedoch dabei bewußt bleiben, daß wir mit indirekten Methoden arbeiten, und alles davon abhängt, ob uns die angewandten Instrumente wahrheitsgetreue Nachrichten über das im Nerven- und Muskelgewebe sich vollziehende Geschehen geben, und vor allem auch, ob sie empfindlich genug sind, um den Einzelheiten der Schwankungen vorhandener Potentialunterschiede zu folgen. Darüber kann kein Zweifel sein, daß die Feststellung von Erregungsströmen unser Wissen außerordentlich vermehrt und auf zahlreiche Fragestellungen eine Antwort ermöglicht hat. Ihr Auftreten gibt uns Kunde von Zustandsänderungen,

[1]) Vgl. hierzu *Keith Lucas:* J. of physiol. **39**. 331 (1909); **41**. 368 (1910). — *Gotch:* J. of physiol. **40**. 250 (1910). — *A. Forbes, L. H. Ray* u. *F. R. Griffith:* Americ. j. of physiol. **66**. 553 (1923); vgl. auch **63**. 416 (1923). — [2]) Vgl. *J. S. Beritoff:* Z. f. Biol. **62**. 125 (1913). — [3]) Vgl. hierzu *J. G. Dusser de Barenne* u. *J. T. G. Brevée:* J. of physiol. **61**. 81 (1926). — [4]) *Paul Hoffmann:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 286 (1910).

verknüpft mit Gleichgewichtsverschiebungen. Der erregte Zustand in Muskelzellen zeigt grundsätzlich das gleiche Verhalten, wie wir es eingehend Vorlesung 7 und 8 beim Nerven kennengelernt haben. Es handelt sich auch bei ihnen um Verschiebung von Ionenkonzentrationen bestimmter Art, verknüpft mit einer Veränderung von Phasengrenzschichten mit dem Erfolg einer veränderten Durchlässigkeit insbesondere für einzelne Ionenarten. Es bilden sich Zustände aus, die jenen entsprechen, denen wir bei der Besprechung der gleichen Vorgänge beim Nerven begegnet sind. Wir haben wiederholt des Umstandes gedacht, daß eine Muskelkontraktion aktiv und auch passiv unterhalten werden kann. Zu ihrer Herstellung ist zunächst ein aktiver Vorgang erforderlich, erkennbar an dem gesteigerten Stoffwechsel und einem Energieverbrauch. Ferner gibt er sich im Auftreten von Erregungsströmen kund. Bleiben sie während des Bestehens einer Muskelverkürzung nachweisbar, dann schließen wir daraus, daß sie aktiv unterhalten wird. In der Tat zeigt der vermehrte Stoff- und Energieumsatz, daß diese Annahme der Wirklichkeit entspricht. Fehlen alle Anzeichen eines erregten Zustandes, dann sprechen wir von einer tonischen Verkürzung. Wir kommen auf ihr Wesen noch zurück. Wir haben sie als solche bereits S. 231 kennengelernt. Erwähnen wollen wir noch, daß die Energiemenge, die der Muskel zur Hervorbringung seiner Erregungsströme verwendet, eine außerordentlich geringe ist. Sie macht noch nicht den $^1/_{10000}$ Teil der gesamten Energieleistung des Muskels aus[1]).

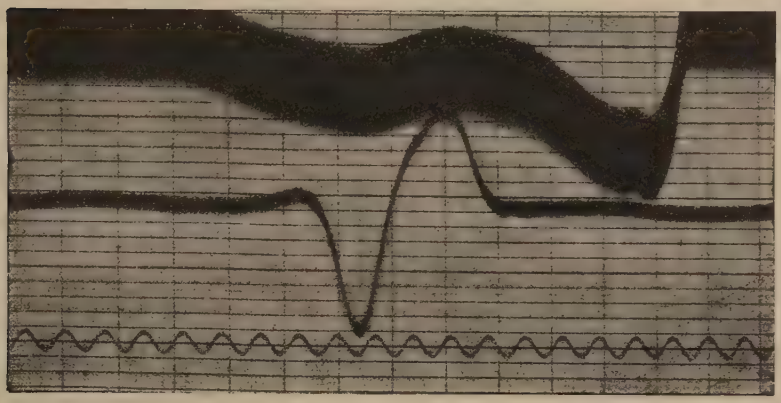
Eine besonders interessante Anwendung hat der Nachweis von Erregungsströmen in der Beantwortung der Fragestellung gefunden, was für Folgen in der in Frage kommenden Muskulatur auftreten, wenn die Vorstellung eines bestimmten Bewegungsvorganges auftritt, ohne daß dieser die betreffende Bewegung folgt. Die Versuchsperson erhielt beispielsweise den Auftrag, die Faust zu ballen. Dann folgte die Aufforderung, sich die geballte Faust vorzustellen. Zugleich sprach die Versuchsperson „innerlich", d. h. in Gedanken, den Satz: Jetzt will ich die Faust ballen. Es zeigte sich, daß Bewegungsvorstellungen und innerliche (sprachliche) Vergegenwärtigungen der Absicht, eine Bewegung auszuführen, zu Potentialunterschieden in dem in Frage kommenden Muskelgewebe führen[2]). Die Erfahrung zeigt, daß bei einer bestimmten Bewegungsvorstellung alle Abstufungen von einer wirklichen, jedoch in der Regel unbeachtet bleibenden Bewegung bis zu äußerlich nicht ohne weiteres erkennbaren Kontraktions- bzw. Erregungsvorgängen verfolgbar sind. Das Auftreten der Erregungsströme ist das feinste Reagens auf eine eingetretene Beeinflussung der Muskulatur. Bemerkenswert ist, daß beim Muskel Erregungsstrom und Kontraktionsvorgang auf das engste miteinander verknüpft sind[3]). Der letztere folgt dem ersteren. Seine Ausbildung fällt in die Latenzzeit. Wir kommen hierauf noch zurück.

---

[1] Vgl. *A. V. Hill:* Proceed. of the physiol. soc. London 1921. — [2]) *Rudolf Allers* u. *F. Scheminzky: Pflügers* Archiv. **212**. 169 (1926). — Vgl. auch *Loewenstein:* Über experimentelle Hysterieanalyse. Bonn 1924. — *K. Wachholder* u. *Hans Altenburger: Pflügers* Archiv. **215**. 622 (1927). — [3]) Vgl. *W. Einthoven* u. *F. W. N. Hugenholtz:* Arch. néerl. de physiol. **5**. 174 (1921). — *W. A. C. Arbeiter:* Ebenda. **5**. 158 (1921).

Wir haben bereits hervorgehoben, daß die von uns willkürlich in die Wege geleiteten Muskelkontraktionen mit wenig Ausnahmen Dauerkontraktionen darstellen. Damit haben wir schon zum Ausdruck gebracht, daß es auch Muskelverkürzungen gibt, die Einzelzuckungen entsprechen. So konnte festgestellt werden, daß jene Reflexe, die früher

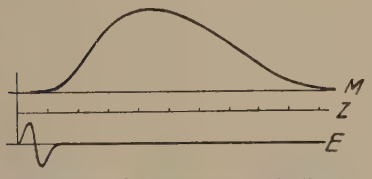
Abb. 90.



Erregungsstrom des M. quadriceps beim Patellarreflex. Oben Stimmgabelschwingung ($^1/_{248}$ Sekunde). Darunter die Erregungsstromkurve. Zu unterst Reizmarkierung.

Sehnenreflexe genannt wurden, und jetzt nach einem Vorschlag von *Paul Hoffmann* Eigenreflexe heißen, zu einer Einzelzuckung des zugehörigen Muskels führen. Das auslösende Moment ist eine sehr kurze, stoßartige Muskelerregung. Wir kommen auf diese Art von Reflexen noch eingehender zurück. Sie interessieren uns an dieser Stelle nur insofern, als durch ihr Studium in eindeutiger Weise gezeigt werden konnte, daß neben Dauerkontraktionen auch Einzelzuckungen vorkommen. Ihr Vorhandensein konnte einwandfrei festgestellt werden. Abb. 90[1]) gibt das Resultat eines ganz kurzen Schlages auf die Sehne des M. quadriceps unterhalb der Patella wieder. Der einmalige Ruck an der Sehne umfaßte weniger als $^1/_{100}$ Sekunde. Wird er rasch hintereinander wiederholt, dann kommt es zu einer Dauerkontraktion. Wir erkennen in der Abb. 90 einen doppelphasischen Erregungsstrom. Ihm entspricht eine Einzelzuckung. In diesem Zusammenhang sei an Hand einer Abbildung (91[1]) das zeitliche

Abb. 91.



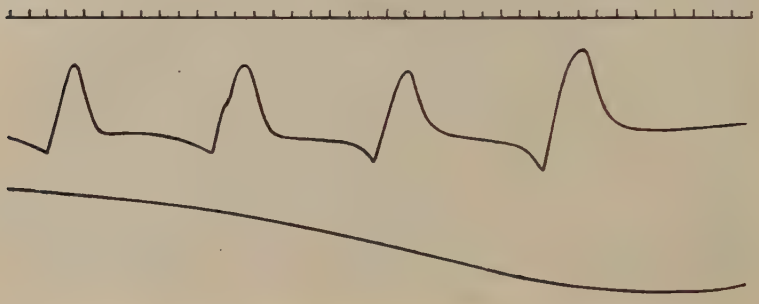
Kontraktion und Erregungsstrom in ihrem zeitlichen Verhältnis. M = Kontraktionskurve, $Z = {}^1/_{100}$ Sekunde, E = Erregungsstromkurve.

[1]) Entnommen: *Paul Hoffmann:* Eigenreflexe l. c. S. 38. Zitat [1]), S. 255.

Verhältnis von Erregungsstrom und Kontraktionsablauf wiedergegeben. Man erkennt, wie rasch der erstere verklingt[1]).

Kehren wir nun noch einmal zum Tetanus zurück. Wir haben festgestellt, daß er keinen Ruhezustand darstellt, vielmehr ist er dadurch ausgezeichnet, daß fortwährend bestimmte Vorgänge unterhalten werden, um ihn aufrechtzuerhalten. Der Muskel befindet sich in voller Tätigkeit. Es läßt sich die Diskontinuität bestimmter Vorgänge im Muskel bei einer voll ausgebildeten Dauerkontraktion nicht ohne weiteres an der Kontraktionskurve erkennen, wohl aber daran, daß rhythmische Erregungsströme vorhanden sind. Vgl. hierzu Abb. 92[2]).

Abb. 92.



Erregungsstrom und Kontraktionskurve des M. sartorius des Frosches (bei 5°). Von rechts nach links zu lesen.

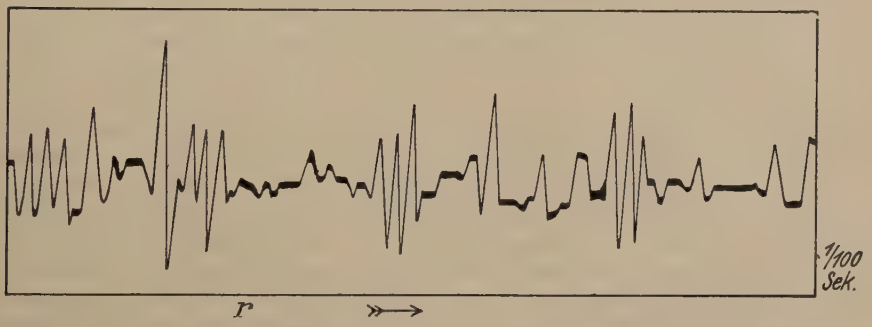
Es sind in ihr vier Einzelerregungen dargestellt. Die untere Kurve gibt die Muskelkontraktion wieder. An ihr sind keine Oszillationen zu erkennen. Über den Kurven ist die Zeit in $^1/_{100}$ Sekunde angegeben.

Wir können als Beweis dafür, daß während der Dauerkontraktion eine innere Diskontinuität vorhanden ist, noch eine weitere Erscheinung anführen, nämlich den sog. Muskelton. Die Bezeichnung Muskelton ist vom psysikalischen Standpunkt aus nicht richtig. Es handelt sich vielmehr um ein Geräusch. Wir sind der Erscheinung des Muskeltones übrigens bereits begegnet, und zwar als wir uns über die Entstehung des ersten Herztones unterhielten[3]). Wenn wir z. B. den Bizeps kräftig kontrahieren und dann über ihm ein Stethoskop aufsetzen, dann hören wir einen tiefen, summenden Ton, der während der ganzen Dauer der Muskelzusammenziehung gleichmäßig anhält. Vgl. hierzu Abb. 93[4]). Verschließt man den äußeren Gehörgang, und preßt man dann durch Anspannung der Kaumuskulatur die Kiefer hart aufeinander, so kann man den Muskelton eigener Muskeln ohne Zuhilfenahme eines Instrumentes wahrnehmen. Weder der ruhende, noch der passiv in seiner Form veränderte Muskel erzeugt einen Muskelton. Werden Muskeln mittels faradischer Ströme gereizt, dann tritt ein Muskelton auf, der in seiner Höhe der Reiz-

[1]) Es ist daran gedacht worden, daß das Auftreten des Erregungsstromes in Beziehung zur Milchsäurebildung stehen könnte. Vgl. hierzu *B. A. McSwiney* u. *S. L. Mucklow:* J. of physiol. **56**. 397 (1922). — [2]) Entnommen: *Paul Hoffmann:* Eigenreflexe l. c. Zitat [1]), S. 255. — [3]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 6. — [4]) Entnommen: *O. Weiß:* Zbl. f. Physiol. **26**. 783 (1912).

frequenz entspricht[1]). Dieser Befund gilt jedoch nur innerhalb gewisser Grenzen. Im Zusammenhang mit den S. 254 angeführten Erörterungen über die Anzahl der Impulse, die bei der willkürlichen Muskelkontraktion vom Zentralnervensystem ausgesandt werden, interessiert in hohem Maße, daß die Höhe des Muskeltones bei jener einer Schwingungszahl von etwa 45—60 in der Sekunde entspricht[2]). Da nun auch die Frequenz der Erregungsströme dieselbe Größenordnung aufweist, ist es naheliegend, für beide den gleichen oszillatorischen Vorgang anzunehmen. Weiterhin fesselt im Zusammenhang mit dem S. 259 über die Beziehung der Reizfrequenz zu derjenigen der Erregungsströme bei Reizung der Großhirnrinde Gesagten unser Interesse, daß der Muskelton in seiner Höhe bei Reizung von verschiedenen Stellen des motorischen

Abb. 93.



Kurve des Muskeltones der Brustmuskeln einer Taube. Untere Kurve = Zeit in 1/100 Sekunde.

Systems aus in verschiedenem Ausmaße der angewandten Reizfrequenz entspricht[3]). Wird vom peripheren Nerven aus gereizt, dann folgt der Muskelton in seiner Höhe im Intervall von 31—365 Reizen pro Sekunde. Vom Rückenmark aus ließ sich eine Übereinstimmung zwischen Reizfrequenz und Höhe des Muskeltones bei 35—320 Reizen feststellen. Wird von der Großhirnrinde aus gereizt, dann zeigen die beiden genannten Größen nur dann eine direkte Beziehung, wenn in der Sekunde die Reize sich in einer Anzahl von 34—78 folgen. Bei Reizfolgen, die für die genannten Reizstellen unter den erwähnten Größen liegen, fällt der Muskelton — immer vorausgesetzt, daß eine Dauerkontraktion eintritt — höher aus, als der Reizfrequenz entspricht. Umgekehrt bleibt er tiefer, wenn die letztere über die erwähnten Grenzen hinausgeht.

Damit ein Ton beim Auftreten eines Tetanus zustande kommt, ist eine gewisse Geschwindigkeit seiner Ausbildung erforderlich. Bei langsam

[1]) *Helmholtz:* Monatsschr. d. Akad. d. Wissensch., Berlin. 23. Mai 1864; Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg. **4**. 88 (1866). — Vgl. ferner *J. Bernstein: Pflügers* Archiv. **11**. 191 (1875). — *Chr. Lovén:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 363 (1881). — *N. Wedenski:* Arch. de le physiol. **23**. 58, 253 (1891). — [2]) *H. Gerhartz* u. *A. Loewy: Pflügers* Archiv. **155**. 42 (1913/14). — *Ch. Fox, A. Travenard* u. *C. Dupasquier:* C. r. de la soc. de biol. **89**. 733 (1923). — [3]) *V. Stern: Pflügers* Archiv. **82**. 34 (1900). — Vgl. auch *Martius:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 583 (1883). — *Buchanan:* J. of physiol. **27**. 95 (1901).

sich herausbildenden Tetani, so wie es bei der glatten Muskulatur[1]) und auch bei in Degeneration befindlichen quergestreiften Muskeln[2]) der Fall ist, fehlt er. Gehen wir von der Vorstellung aus, daß das Vorhandensein von Erregungsströmen bestimmter Frequenz insofern in Zusammenhang mit dem Muskelton steht, als beide durch einen gemeinsamen Vorgang bedingt sind, dann ist zu erwarten, daß beim Fehlen der ersteren auch der letztere ausbleibt. In der Tat ist bei tonischen Kontraktionen kein Muskelton wahrnehmbar. Es läßt sich dies z. B. bei den tonisch verkürzten Haltemuskeln feststellen. Solange z. B. die Strecker der Wirbelsäule der Aufrechterhaltung des Körpers dienen, fehlt der Muskelton[3]). Sobald es zu einer Änderung der Körperhaltung kommt, wobei jene Muskeln beteiligt sind, tritt er auf. Wir haben somit in der Feststellung des Muskelsummens bzw. seinem Ausbleiben einen weiteren Anhaltspunkt zur Unterscheidung des Vorhandenseins einer mittels fortlaufender Leistungen aufrechterhaltenen Muskelkontraktion von einer Tonuskontraktion. Nun haben wir S. 261 hervorgehoben, daß den Eigenreflexen eine Einzelzuckung entsprechen kann. Es ist dies dann der Fall, wenn ein Einzelreiz seine Wirkung entfaltet. Daß dann, wenn die Vorbedingungen für einen Tetanus gegeben sind, auch bei durch Eigenreflexe ausgelösten Muskelkontraktionen Muskelsummen wahrnehmbar ist, versteht sich nach dem eben Dargelegten von selbst. Nun wird einerseits angegeben, daß bei einer Einzelzuckung jede akustische Wahrnehmung fehle[4]), und andererseits von einem mit den einzelnen Zuckungen synchronen Tacken berichtet[5]). Es bleibt abzuwarten, was die genauere Analyse der ganzen Beobachtungen ergeben wird, d. h. ob auch dann, wenn z. B. mittels der Aufnahme des Erregungsstromes erwiesen ist, daß in der Tat eine Einzelzuckung vorliegt, ein Tacken in Erscheinung tritt[6]).

Wir haben die Dauerkontraktion und die Einzelzuckung von Muskeln durch das Auftreten bestimmter Erscheinungen und insbesondere des Erregungsstromes charakterisiert. Wir können uns jedoch mit den mitgeteilten Befunden nicht zufrieden geben. Es tauchen mancherlei Fragen auf, die durch sie keine Beantwortung finden. Wir möchten z. B. gerne den Verlauf einer Einzelzuckung unter verschiedenen Bedingungen kennenlernen. Wir möchten, um noch ein weiteres Problem zu nennen, erfahren, wie sich ein Muskel verhält, den ein zweiter, dritter u. s. w. Reiz trifft, während er sich im Stadium der Verkürzung befindet. Ferner interessiert es uns, ob der Muskel beliebig lange Zeit im Zustand der aktiven Dauerkontraktion gehalten werden kann u. s. w. Die meisten

---

[1]) *F. J. Allen:* Zbl. f. Physiol. **12**. 495 (1898). — [2]) Vgl. u. a. *M. Herz:* Zbl. f. innere Medizin. 11 (1901). — *Karl Landauer:* Deutsche med. Wochenschr. **46**. 1416 (1920). — [3]) *Karl Landauer:* Deutsche med. Wochenschr. **46**. 1416 (1920). — [4]) *R. Link:* Neurol. Zbl. **24**. 50 (1905). — [5]) *Karl Landauer* l. c. — Vgl. auch *E. F. Herroun* und *G. J. Yeo:* J. of physiol. **6**. 287 (1885); *Mac William:* Zbl. f. med. Wissensch. **25**. 657 (1887). — [6]) Vgl. hierzu die Feststellung, daß sehr starke Momentanreize (Einzelinduktionsschläge) rhythmische Erregungsströme zur Folge haben können. Vgl. *E. Th. v. Brücke: Pflügers* Archiv. **124**. 235 (1908). — *S. Garten:* Z. f. Biol. **52**. 534 (1909). — *A. Forbes* u. *A. Gregg:* Americ. j. of physiol. **39**. 172 (1916). — Wasserarme Muskeln reagieren sogar schon auf schwache Momentanreize in der genannten Weise. Vgl. hierzu *A. Durig: Pflügers* Archiv. **97**. 457 (1903).

dieser Fragestellungen lassen sich an Muskeln, die sich in ihrer normalen Lage im Organismus befinden, nicht oder doch nicht genau genug beantworten. Schon frühzeitig wurden solche aus dem Körper entfernt und für sich auf ihr Verhalten verschiedenen Eingriffen und vor allem Reizen gegenüber geprüft. Bald wurden Versuche an für sich allein isolierten Muskelpräparaten vorgenommen, bald wählte man dazu solche, die in Verbindung mit dem zugehörigen Nerven standen. Man wünschte einerseits den Muskel direkt zu reizen, und andererseits die Folgen festzustellen, wenn der Reiz dem Nerven zugeführt, d. h. der Muskel indirekt gereizt wird. Zumeist ist für Versuche am isolierten Muskelgewebe solches von Wechselwarmblütern und insbesondere von Fröschen verwendet worden. Der Grund hierfür liegt in der Möglichkeit, Gewebe von solchen ganz allgemein länger überlebend erhalten zu können, als solche von Warmblütern. Wir wollen aus der fast unübersehbar großen Anzahl von Untersuchungen nur diejenigen an dieser Stelle berücksichtigen, welche die Grundlage für die Kenntnis der Eigenschaften und Funktionen unserer Muskulatur geschaffen haben.

Beginnen wir mit Versuchen, die zum Ziele hatten, den Muskel durch einen bestimmten Reiz zur Verkürzung zu bringen. Wir können uns in vieler Hinsicht kurz fassen, weil wir in Vorlesung 6 bereits alles Wesentliche über die Möglichkeiten des Erfolges verschiedener Reizarten mitgeteilt haben. Wir haben dort auch erörtert, weshalb der elektrische Reiz für die meisten einschlägigen Untersuchungen besonders geeignet ist. Mit seiner Hilfe sind auch beim quergestreiften Muskel die meisten Untersuchungen durchgeführt worden. Eine besondere Stellung nimmt der glatte Muskel ein. Er reagiert auf kurze Stromstöße nicht — bzw. nur dann, wenn sehr hohe, ihn schädigende Stromstärken verwendet werden. Während z. B. für den quergestreiften Muskel bei Anwendung eines Öffnungsinduktionsstromes die Reizdauer nur $^1/_{1000}$ Sekunde beträgt, umfaßt sie z. B. bei der Muskulatur des Froschmagens mehrere Sekunden. Wir können diesen Befund nach dem S. 159 Erörterten in die folgende Form fassen: der glatte Muskel hat eine längere Chronaxie als der quergestreifte. Sie ist, um einen Vergleich zu geben, für den Froschmagen zu 2·5 Sekunden festgestellt worden, während diejenige der quergestreiften Scheren- und Schwanzmuskulatur des Krebses nur 0·02 bzw. 0·016 Sekunden beträgt[1]). Für die glatte Muskulatur ist der mechanische Reiz ohne jeden Zweifel dem adäquaten am nächsten stehend, ja wahrscheinlich ihm gleichwertig oder gar mit ihm identisch. Es ist vor allem die Dehnung, die zu einem Erfolg führt[2]).

Bei der Besprechung des Einflusses von elektrischen Reizen auf Nerven erfuhren wir (vgl. S. 150), daß die Richtung, in der der

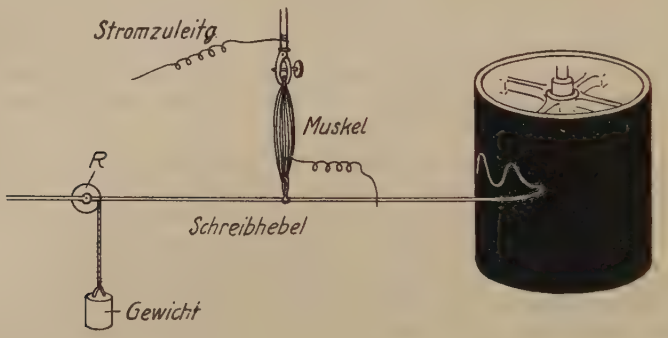
---

[1]) *L.* u. *M. Lapicque* u. *G. Filon:* C. r. de la soc. de biol. **68**. 926 (1910). — *G. Filon:* J. de physiol. et de pathol. gén. **13**. 19 (1911). — *L.* u. *M. Lapicque:* C. r. de la soc. de biol. **67**. 283 (1909). — [2]) Vgl. u. a. *P. Grützner:* Ergebnisse der Physiol. **3**. (2). 12 (1904). — *C. L. Evans* u. *S. W. F. Underhill:* J. of. physiol. **58**. 1 (1923). — *U. Ebbecke:* Skand. Arch. f. Physiol. **43**. 138 (1923). — Vgl. über die Kontraktion der glatten Muskulatur auch *N. Mislawsky:* Z. f. allg. Physiol. **6**. 1 (1906).

Reizstrom ihnen zugeführt wird, von großer Bedeutung für den Reizerfolg ist. Es ist dies auch beim Muskel der Fall. So wurde beobachtet, daß der Reizstrom 74mal mehr Energie braucht, um einen Muskel zu erregen, wenn er ihn quer durchströmt, als wenn sich seine Richtung mit der Längsrichtung des Muskels deckt[1]).

Begeben wir uns zunächst zur Betrachtung des Verlaufs der Muskelkontraktion. Es wird ein Muskel so aufgehängt, daß das eine Ende fixiert ist, während das andere frei beweglich bleibt. Um die vor sich gehenden Änderungen in seiner Länge genau beobachten und vor allem auch um Vergleiche über den Zuckungsverlauf bei Einhaltung verschiedener Bedingungen — verschiedene Reizstärken, verschiedene Temperatur u. s. w. — anstellen zu können, befestigen wir das freie Ende des Muskels an einem Schreibhebel. Seine Spitze bringt man in leichte Berührung mit einer berußten Schreibfläche. Diese befindet sich auf einer Trommel, die durch ein Uhrwerk mit verschiedener Geschwindigkeit in drehende Bewegung

Abb. 94.

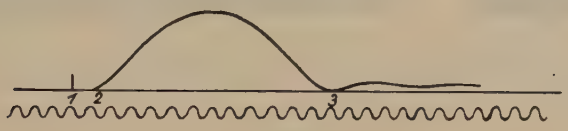


versetzt werden kann. In Abb. 94 ist eine derartige Versuchsanordnung wiedergegeben[2]). Wir erkennen an ihr nach den S. 230 gemachten Darlegungen ohne weiteres, daß der Muskel sich bei gleichmäßiger Spannung — also isotonisch — verkürzt. Wir leiten den beiden Enden des Muskels von der sekundären Spule eines Induktoriums aus Stromstöße zu, indem wir den primären Stromkreis schließen oder öffnen. Wir bemerken, daß der Muskel sich verkürzt. Die Längenänderung

[1]) Vgl. *J. Albrecht, A. Meyer* u. *L. Giuffre: Pflügers* Archiv. **21**. 470 (1880). — *W. Frankfurter:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 432 (1914). — [2]) Wir wollen an dieser Stelle nicht auf die technischen Einzelheiten der ganzen Versuchsanordnung eingehen und nur bemerken, daß sie selbstverständlich auf das sorgfältigste überdacht sein muß, sollen die ausgeführten Versuche auf bestimmte Fragestellungen eine eindeutige Antwort geben. So muß im vorliegenden Fall, damit die Längenänderungen des Muskels ohne Störung zur Aufzeichnung kommen, der Schreibhebel möglichst wenig Masse aufweisen. Ferner muß die Spannung des Muskels mittels eines Gewichtes erfolgen, das nahe der Drehachse des Hebels angreift. Vgl. hierzu Abb. 94. Es muß einerseits vermieden werden, daß der Muskel durch das Gewicht des Schreibhebels bei Beginn der Zuckung verhindert wird, sich sofort zu verkürzen, und andererseits Schleuderungen zustande kommen.

wird stark vergrößert auf der sich rasch drehenden Trommel aufgezeichnet. Wir wollen nicht mehr darauf zurückkommen, daß nicht jeder Reiz wirksam ist. Wir haben S. 153 das Problem der unterschwelligen, der schwelligen und überschwelligen Reize schon eingehend erörtert. In Abb. 95 ist das Ergebnis eines wirksamen Einzelreizes auf den Muskel dargestellt. Bevor dieser auf ihn einwirkte, wurde durch Drehen der Trommel die Länge des nicht gereizten Muskels aufgeschrieben. Sie ist in der horizontalen Linie wiedergegeben. Ferner wird während des Reizversuches die Zeit z. B. mittels einer Stimmgabel aufgeschrieben. In Abb. 95 bedeutet jede Welle der untersten Kurve $^1/_{100}$ Sekunde. Die obere Kurve stellt die sog. Zuckungs- bzw. Längenkurve eines Muskels dar, der sich bei der geschilderten Versuchsanordnung, d. h. annähernd isotonisch kontrahiert, — wir sagen „annähernd", weil eine wirkliche Isotonie wohl

Abb. 95.



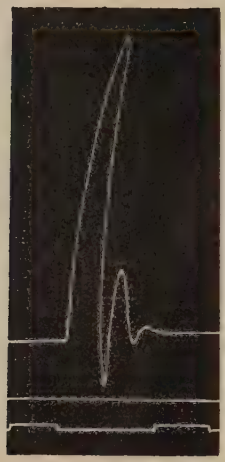
kaum vorkommt, muß doch der Muskel, wenn er sich zusammenzieht, zunächst die Trägheit der zu bewegenden Massen überwinden, wodurch seine Spannung vermehrt wird. Sie weist einen auf- und einen absteigenden Anteil auf. Wir erkennen aus dem ganzen Verlauf der Kurve, daß der Muskel seine Länge fortlaufend verändert hat, d. h. es wird kein bleibendes Gleichgewicht erreicht. Was den Verlauf der Zuckung anbetrifft, so sei hervorgehoben, daß jeder einzelne Muskel unter den gleichen Bedingungen eine für ihn charakteristische Kurve schreibt. Wir erinnern uns des S. 222 über das verschiedene Verhalten der roten und weißen Muskulatur Dargelegten (vgl. hierzu Abb. 96 und 97[1]) und ferner des Umstandes, daß bei uns in den meisten Muskeln beiderlei Muskelfaserarten vertreten sind. Es ergeben sich in diesem Falle schon dadurch im Zuckungsverlauf des einzelnen Muskels Besonderheiten, daß das Mengenverhältnis derselben je nach der Muskelart ein verschiedenes ist. In Abb. 97, S. 268 bemerken wir, daß die Zuckungskurve keinen glatten Verlauf nimmt, vielmehr zeigt sich ein Doppelgipfel[2]). Wir kommen auf die Bedeutung dieser Erscheinung noch zurück. Glatte Muskeln reagieren auf Reize außerordentlich träge. Es kommt dies natürlich auch im Verlauf der Zuckungskurve zum Ausdruck.

Wir haben bei der Reizung des Muskels vom Nerven aus bereits des Umstandes gedacht, daß mit seiner Stärke die Zuckungshöhe

---

[1]) Entnommen: *O. Riesser: Pflügers* Archiv. **190**. 144 (1921). — [2]) Vgl. hierzu *Fil. Bottazzi:* Zbl. f. Physiol. **21**. 171 (1907). — *J. Th. Cash:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 147 (1880). — *H. Fischer: Pflügers* Archiv. **125**. 541 (1908). — *O. Riesser: Pflügers* Archiv. **190**. 137 (1921).

Abb. 96.

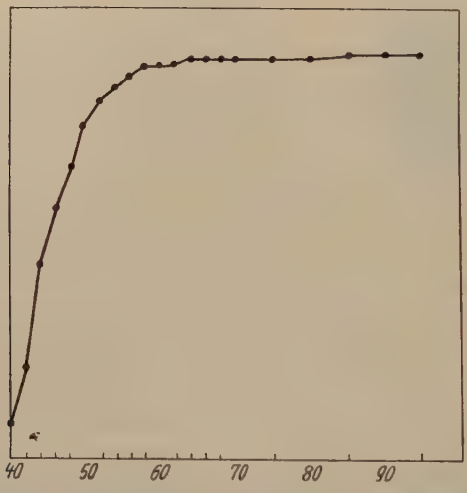


Zuckungskurve des weißen M. extensor communis des Kaninchens.

Abb. 97.

Zuckungskurve des roten M. semitendinosus des Kaninchens.

Abb. 98.



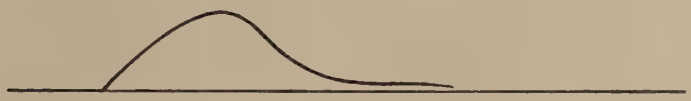
M. gastrocnemius des Frosches. Reizung des Nerven mit Öffnungsinduktionsströmen; konstante Belastung. Die Abszisse bezeichnet die Stärke des Reizes, die Ordinate die Höhe der dabei ausgelösten Muskelzuckungen.

ansteigt. In Abb. 98[1]) ist wiedergegeben, wie mit der Reizzunahme die Muskelzuckung mehr und mehr zunimmt. Man erkennt ohne weiteres, daß keine Proportionalität zwischen Reizstärke und Zuckungshöhe

[1]) Entnommen: *Robert Tigerstedt:* Lehrbuch der Physiologie des Menschen. 10. Aufl., S. 542. S. Hirzel, Leipzig 1923.

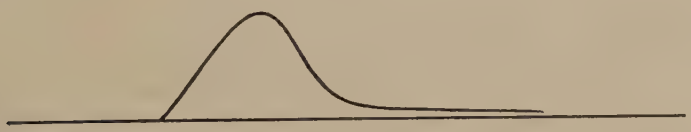
vorhanden ist. Die Zuckungskurve verläuft beim stärkeren Reiz steiler, und die Gipfelzeit nimmt ab[1]). Vgl. hierzu Abb. 99 und 100. Die in Abb. 100 dargestellte Zuckungskurve ist mittels eines stärkeren Reizes gewonnen als die in Abb. 99 wiedergegebene. Die glatte Muskulatur zeigt ein ähnliches Verhalten, nur wird nicht, wie beim quergestreiften Muskel, ein endgültiger Verkürzungsgrad erreicht, vielmehr zeigt sich mit weiterem Reizanstieg eine, wenn auch geringfügige Zunahme der Kontraktion[2]). Kommt es nur darauf an, die Zuckungshöhen

Abb. 99.



kennenzulernen, dann kann man insbesondere bei vergleichenden Versuchen auf die Wiedergabe der Zuckungskurve verzichten und die Zuckung des Muskels bei stehender Trommel aufschreiben. Wir erhalten dann an Stelle einer Kurve einen senkrechten Strich. Wollen wir Zuckungskurven verwenden, dann messen wir den Abstand ihres Gipfelpunktes von der Grundlinie, welche die Länge des Muskels im Ausgangszustand wiedergibt, aus.

Abb. 100.



Wie ist die mit der Steigerung der Reizstärke bis zu einer oberen Grenze — der maximalen Verkürzung des Muskels — einhergehende Zunahme der Zuckungshöhe zu erklären? Steht sie mit einer immer ausgiebigeren Kontraktion der einzelnen Muskelfasern in Zusammenhang, oder gilt auch für das Muskelgewebe das Alles-oder-Nichts-Gesetz[3])? Es sprechen viele Beobachtungen dafür, daß das letztere der Fall ist, d. h. es haben nicht alle Muskelzellen eines Muskels die gleiche Reizschwelle. Einige sprechen früher an und bedingen dann die eben wahrnehmbare Zuckung. Nach dieser Annahme gibt es somit keinen für ein bestimmtes Muskelgewebe einheitlichen Schwellenreiz, vielmehr hat jener Reiz, der bestimmte Muskelfasern eben zur Kontraktion bringt, wohl für

[1]) Vgl. hierzu *Adolf Basler: Pflügers* Archiv. **102**. 254 (1904). — [2]) Vgl. *R. Du Bois-Reymond* im Handbuch der Physiol. (herausgegeben von *W. Nagel*). **4**. 558 (1909). — [3]) *Keith Lucas:* J. of physiol. **33**. 125 (1905/06). — Eine gegenteilige Meinung siehe bei *A. Judin: Pflügers* Archiv. **200**. 150 (1923).

diese Schwellenwert, er ist jedoch für andere unterschwellig und kann für wieder andere überschwellig sein. Gehen wir von jenem Reiz aus, der die erregbarsten Muskelfasern zur Verkürzung bringt, und verstärken wir ihn, dann kontrahieren sich immer mehr Muskelfasern, bis schließlich dann, wenn der Muskel auf einen Reiz mit einer maximalen Verkürzung antwortet, alle Muskelfasern in Tätigkeit sind, d. h. es ist dann auch die Reizschwelle für die am schwersten erregbaren Muskelfasern erreicht. Es bedurfte besonderer Versuchsanordnungen, um für die Annahme der Gültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes für die Muskulatur Beweise erbringen zu können. Einerseits konnte an einem Streifen des M. cutaneus des Frosches, der nur 15—20 Fasern aufwies, gezeigt werden, daß die Kontraktionshöhen bei Steigerung der Reizstärke sprungweise zunahmen[1]), und zwar dadurch bedingt, daß sich immer mehr Fasern an dem Verkürzungsvorgang beteiligten. Ferner gelang es, nachzuweisen, daß auch Spannung und Wärmebildung bei sorgfältiger Abstufung der Reizstärke eine diskontinuierliche Zunahme aufweisen[2]). Schließlich glückte der Nachweis, daß beim Anstieg der Reizstärke auch die Erregungsströme nicht kontinuierlich zunehmen[3]), [4]).

Hervorheben möchten wir noch, um Mißverständnissen vorzubeugen, daß für die augenblickliche Leistungsfähigkeit der einzelnen Muskelfasern ihr ganzer Zustand in Frage kommt, d. h. wir kennen nicht eine ein für allemal gegebene Größe für das, was sie an Verkürzung hergeben können. Wir haben seinerzeit bei der Erörterung der Gültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes für die Herzmuskulatur[5]) darauf aufmerksam gemacht, daß es nur bedeutet, daß im gegebenen Augenblick keine der Größe des Reizes angepaßte Kontraktion eintritt, vielmehr kommt es zu der unter den in der Muskulatur — es entspricht die ganze Vorhofs- bzw. Ventrikelmuskulatur in gewissem Sinne einer Muskelfaser — gerade vorhandenen Bedingungen möglichen maximalen Verkürzung. Auch die quergestreifte Muskelfaser — und das gleiche gilt für die glatte — stellt keine ein für allemal gegebene funktionelle Größe dar. Mannigfache Einflüsse ändern die in ihr gegebenen Bedingungen. Dadurch wird der Ablauf der Muskelkontraktion und ihr Ausmaß beeinflußt. In jeder Muskelfaser werden sich auf einen Reiz, der wirksam ist, alle jene Vorgänge vollziehen, die unter den gegebenen Verhältnissen möglich sind, d. h. ein Reiz, der eben die Schwelle erreicht hat, wird dieselbe Kontraktion hervorrufen, wie ein solcher, der sie übersteigt. Bei Anwendung sehr starker Reize ist es an und für sich denkbar, daß durch sie in den Muskelfasern Bedingungen geschaffen werden, die für den Reiz andere Auswirkungen ermöglichen. Wir dürfen ferner nicht erwarten, daß die Stärke der Muskelverkürzung sich durch Summation der Wirkung aller einzelnen Muskel-

---

[1]) *Keith Lucas:* J. of physiol. **33**. 125 (1905/06). — Vgl. ferner *S. Innaka* u. *R. Azuma:* Proceed. of the royal soc. of London. **94** (B). 49 (1923). — [2]) *W. Hartree* u. *A. V. Hill:* J. of physiol. **55**. 389 (1921). — [3]) *E. D. Adrian:* Arch. néerl. de physiol. **7**. 330 (1922). — [4]) Vgl. ferner *L. Lapicque:* C. r. de la soc. de biol. **75**. 35 (1913). — *F. H. Pratt:* Americ. j. of physiol. **43**. 159 (1917); **44**. 517 (1917). — *J. P. Eisenberger:* Ebenda. **45**. 44 (1918). — *F. H. Pratt* u. *J. P. Eisenberger:* Ebenda. **49**. 1 (1919). — [5]) Physiologie II, Vorlesung 9.

fasern feststellen lassen würde, wenn wir in der Lage wären, einzelne davon für sich auf ihre Kontraktionsfähigkeit zu untersuchen. Schon die Anordnung der Muskelfasern, ihre verschiedene Länge, der Umstand, daß sie verschieden dick und auch von verschiedener Beschaffenheit (rote und weiße Muskelfasern) sind, läßt es erklärlich erscheinen, weshalb die maximale Verkürzung eines Muskels nicht gleich derjenigen einer einzelnen Muskelfaser multipliziert mit der Anzahl der in ihm vereinigten Fasern sein kann. Nicht vergessen darf man ferner, daß der Muskel neben Muskelfasern auch in bestimmter Weise angeordnete Bindegewebsanteile aufweist (vgl. dazu S. 220). Sie spielen bei der Muskelverkürzung und vor allem bei der Muskelverlängerung auch eine Rolle — im ersteren Falle ohne Zweifel eine nur passive.

Vorlesung 11.

Die Funktionen der Muskulatur

(Fortsetzung).

Verlauf der Längen- und Spannungskurven unter verschiedenen Bedingungen. Latenzzeit. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswelle. Besondere Eigenschaften der Sohlenplatte und des periterminalen Netzwerkes. Das Wesen der isotonischen, isometrischen und auxotonischen Muskelkontraktion. Summation der Zuckungen. Tetanus bei isotonischer und isometrischer Muskelkontraktion. Idiomuskulärer Wulst.

Der Verlauf der Zuckungskurve kann, abgesehen von der Reizstärke, durch mannigfache Bedingungen beeinflußt werden. Eingehend studiert worden ist der Einfluß der Temperatur auf ihn. Es nimmt die Dauer der Kontraktion bei gleichbleibendem Reiz mit steigender Temperatur ab[1]). Die Zuckungshöhe zeigt kein regelmäßiges Verhalten. Bald nimmt sie mit der Erhöhung der Temperatur zu, bald ab[2]). Es ist verständlich, daß ein so empfindliches Gewebe, wie es der Muskel darstellt, und das sich zudem noch nach erfolgter Entfernung aus dem Körper unter nicht normalen Verhältnissen befindet, auf Temperatureinwirkungen, die sich ja auch nicht, wie es erforderlich wäre, allen Elementen des zu beeinflussenden Gewebes gleichzeitig mitteilen, nicht gleichmäßig antwortet, und doch wäre es von größter Bedeutung, wenn es eindeutig gelänge, bestimmte Beziehungen zwischen Temperatur und Erfolg — gemessen am Verlauf der Muskelkontraktion —, der ja seinerseits der Ausdruck für innerhalb der Muskelzellen sich vollziehende Geschehnisse ist, festzustellen; gilt es doch die Frage zu entscheiden, ob die *van't Hoff*sche Regel (R.-G.-T.-Regel = Reaktionsgeschwindigkeit — Temperaturregel) Gültigkeit hat oder nicht (vgl. hierzu auch S. 137). Im ersteren Falle, d. h. wenn die Reaktionsgeschwindigkeit bzw. das in Frage kommende Geschehen in den Muskelzellen bei einer Steigerung der Temperatur um 10° um etwa das Doppelte ansteigen würde, würden wir mit gutem Grunde schließen können, daß dem beeinflußten Vorgang ein chemischer Prozeß zugrunde liegt. Nun

---

[1]) Vgl. u. a. *A. Fick:* Mechan. Arbeit u. Wärmeentwicklung bei der Muskeltätigkeit. 109 (1882). — *Gad* u. *Heymans:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 59 (1890). — [2]) *Gad* u. *Heymans:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 59 (1890). — *A. Coleman* u. *M. Pompilian:* C. r. de la soc. de biol. 696 (1896). — *A. Clopatt:* Skand. Arch. f. Physiol. **10**. 249 (1900). — *J. Carvallo* u. *G. Weiß:* J. de physiol. et de pathol. gén. **2**. 225 (1900). — *J. Bernstein: Pflügers* Archiv. **122**. 129 (1908). — *F. W. Fröhlich:* Z. f. allg. Physiol. **7**. 461 (1908); **9**. 515 (1909); *Pflügers* Archiv. **123**. 596 (1908). — *T. Gayda;* Arch. di fisiol. **11**. 1 (1912/13); Arch. ital. de biol. **58**. 432 (1912/13). — *Y. Doi:* J. of physiol. **54**. 218 (1920/21). — *A. Eckstein: Pflügers* Archiv. **183**. 40 (1920).

können sich chemische Umsetzungen nur dann ungestört entfalten, wenn sich außer der Temperatur kein anderer Faktor, der auf sie Einfluß haben kann, ändert. Innerhalb des Organismus sorgen Selbstregulationen für die Innehaltung bestimmter Reaktionsverläufe. Außerhalb desselben fehlen diese zum Teil. Vor allem macht sich der Ausfall des Kreislaufes geltend. Es fehlt die Wegnahme von Stoffwechselendprodukten und die Zufuhr von Nahrungsstoffen u. s. w. Beim Herzmuskel wurde beobachtet, daß die R.-G.-T.-Regel für die Zeit, die zwischen dem Augenblick des Reizes und der Erreichung der stärksten Kontraktion vergeht — genannt Gipfelzeit —, Gültigkeit hat[1]). Das gleiche gilt für die glatte und die quergestreifte Muskulatur. Der Kontraktionsanstieg als solcher läßt hingegen bei Temperaturänderungen kein der R.-G.-T.-Regel entsprechendes Verhalten erkennen[2]). In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß beobachtet worden ist, daß die erste Oszillation des Erregungsstromes mit abnehmender Temperatur länger wird, und zwar entsprechend der R.-G.-T.-Regel[3]). Daraus ist gefolgert worden, daß sie ihre Entstehung direkt oder indirekt einem chemischen Vorgange verdankt[4]). Die nachfolgenden Oszillationen folgen dagegen nicht der erwähnten Regel[5]). Ihnen dürfte anderes Geschehen zugrunde liegen.

Ein weiteres Moment, das Einfluß auf den Kontraktionsverlauf ausübt, ist die Ermüdung[6]). Wir wollen an dieser Stelle im wesentlichen nur jener Erscheinungen gedenken, die am aus dem Körper entfernten Muskel zu beobachten sind. Für ihr Eintreten sind mannigfache Ursachen möglich. Bei dem aus dem Zusammenhang mit dem Kreislauf gelösten Muskelgewebe macht sich vor allem der Umstand geltend, daß viele Regulationsmöglichkeiten seiner Stoffwechselvorgänge in ihrer vollen Entfaltung gehemmt sind. Es kommt zur Anhäufung von Milchsäure[7]). Einerseits fehlt bei dem Anwachsen ihrer Bildung die Möglichkeit der Neutralisation — es werden die Puffersubstanzen erschöpft —, und andererseits mangelt die Sauerstoffzufuhr zu ihrer oxydativen Entfernung. Außer dem Moment der Reaktionsverschiebung spielen sicherlich noch manche andere Veränderungen in den zur Muskelkontraktion notwendigen Bedingungen eine bedeutsame Rolle[8]). Wird ein Muskel längere Zeit hindurch mittels starker, sich rasch folgender Einzelreize gereizt,

---

[1]) *A. Eckstein: Pflügers* Archiv. **183**. 40 (1920). — Vgl. auch über Reizfrequenz u. R.-G.-T.-Regel *E. Gellhorn: Pflügers* Archiv. **203**. 141 (1924). — Vgl. ferner die Übersicht von *A. Kanitz:* Temperatur und Lebensvorgänge. Gebr. Borntträger, Berlin 1915. — [2]) Vgl. *A. Eckstein:* l. c. Zitat [1]). — *G. Viale:* Arch. ital. de biol. **72**. 30 (1923). — Vgl. auch *G. Buglia:* Z. f. Biol. **55**. 377 (1911). — *F. B. Taylor* u. *W. C. Alvarez:* Americ. j. of physiol. **44**. 344 (1917). — *G. B. Roth:* Ebenda. **44**. 275 (1917). — [3]) *A. Judin: Pflügers* Archiv. **198**. 263 (1923). — Vgl. hierzu auch *R. Dittler* u. *N. P. Tichomirow: Pflügers* Archiv. **125**. 111 (1908). — [4]) Vgl. hierzu Fußnote [1]), S. 262. — [5]) Vgl. hierzu u. a. *Piper:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 207 (1910). — *E. Bass:* Z. f. Biol. **85**. 23 (1926). — [6]) *E. H. Weber: Wagners* Handwörterbuch. **3** (2). 72. Leipzig 1848. — *Valentin:* Lehrbuch der Physiol. 2. Aufl. **2**. (1). 248 (1847). — Vgl. weitere Literatur bei *I. Gunzberg:* Arch. néerl. de physiol. **2**. 664 (1918). — Vgl. ferner *S. Julius: Pflügers* Archiv. **162**. 521 (1915). — *E. D. Adrian:* J. of physiol. **54**. 1 (1920). — *C. M. Gruber:* Americ. j. of physiol. **63**. 338 (1922). — [7]) Vgl. hierzu *Fletcher* u. *F. G. Hopkins:* Proceed. of the royal soc. of London. **89**. (B), 444 (1917). — *F. Berg:* Skand. Arch. f. Physiol. **24**. 345 (1911). — Vgl. auch *F. Bürgi:* Z. f. Biol. **81**. 253 (1924). — [8]) Vgl. u. a. *F. H. Pratt:* Americ. j. of physiol. **44**. 517 (1917). — *L.* u. *M. Lapicque:* C. r. de la soc. de biol. **82**. 772 (1919). — *M. Kobayashi:* Z. f. Biol. **81**. 263 (1924).

und zwar in Intervallen, die eine volle Erholung unmöglich machen — für Skelettmuskeln des Kaninchens ist die Wiederherstellungszeit bei Erhaltensein des Kreislaufes kleiner als 4 Sekunden[1]), [2]), bei Froschmuskeln ist sie unter den gleichen Bedingungen (Erhaltensein der Blutversorgung) zu 10—11 Sekunden festgestellt worden[3]), und beim Herzmuskel ist jene Zeit kleiner als 1 Sekunde —, dann zeigt der Verlauf der Muskelkontraktionen nach verschieden langer Zeit — sie ist abhängig von der Art des Muskels (sarkoplasmareiche Muskeln ermüden langsamer als sarkoplasmaarme des gleichen Tieres)[4]), seinem Zustand, d. h. von seinen inneren Bedingungen, ferner von den äußeren Bedingungen, wie Stärke des Reizes, Intervall seiner Wiederholung[5]), Grad der Belastung, Temperatur[6]) —, daß sie sich unter anderen Verhältnissen als zu Beginn der Reizperiode vollziehen. Zunächst beobachtet man häufig, daß die Zuckungshöhen eine Zunahme erfahren[7]) — man hat nach dem Bild, das die Aufzeichnung der Längenunterschiede bei derartigen Versuchen darbietet, von einer „Treppe" gesprochen[8]). In der Zeit, in der sich diese Erscheinung zeigt, ist die Reizschwelle erniedrigt[9]), d. h. es ist die Erregbarkeit des Muskelgewebes gesteigert. Wahrscheinlich spielt dabei die Zunahme an Milchsäure, Phosphorsäure und Kohlensäure eine Rolle[10]). Dafür spricht, daß die „Treppe" ganz langsam ansteigt, wenn genügend Sauerstoff zugeführt[11]) wird, und umgekehrt bei Kohlensäurezufuhr kurz ausfällt[12]). Ferner dürfte auch der Umstand eine Rolle spielen, daß sich bei wiederholter Kontraktion die Viskosität der kolloiden Teilchen des Muskelfaserinhaltes vermindert[13]). Im weiteren Verlauf der fortlaufenden Reizung des Muskels bemerken wir, daß die Dauer der einzelnen Muskelzuckung immer länger wird[14]), und zwar im wesent-

[1]) *H. Marti:* Z. f. Biol. **77**. 299 (1922). — *M. Hollinger:* Z. f. Biol. **77**. 261 (1922). — Vgl. auch *L. Asher: Pflügers* Archiv. **194**. 230 (1922). — *J. Tani:* Z. f. Biol. **82**. 291 (1924). — *J. H. Guerra:* Ebenda. **82**. 326 (1925). — [2]) Bei isometrischen Kontraktionen sind für die Erholungszeit beim Kaninchenmuskel noch kleinere Werte (2 Sekunden) gefunden worden. Vgl. *E. Schmid:* Z. f. Biol. **77**. 281 (1922). — [3]) *K. Taskinien:* Skand. Arch. f. Physiol. **23**. 1 (1910). — [4]) Vgl. *Gildemeister: Pflügers* Archiv. **135**. 366 (1911). — [5]) Vgl. hierzu *M. Gildemeister: Pflügers* Archiv. **135**. 366 (1910). — *H. A. Bulger* u. *P. C. Stiles:* Americ. j. of. physiol. **51**. 430 (1920). — [6]) Vgl. u. a. *M. Ackermann:* Z. f. Biol. **78**. 331 (1923). — Vgl. auch *O. Meyerhof: Pflügers* Archiv. **182**. 252 (1920). — [7]) *E. H. Weber: Wagners* Handwörterbuch. **3**. (2) 72. Leipzig 1846. — *Valentin:* Lehrbuch der Physiol. **2**. (1) 248 (1847). — *Kronecker:* Leipziger Ber. 690 (1871). — *Tiegel:* Ebenda. 81 (1875). — *M. J. Roßbach* u. *K. Harteneck: Pflügers* Archiv. **15**. 1 (1877). — [8]) Vgl. u. a. *Tiegel:* Arbeiten aus d. physiol. Anstalt zu Leipzig. **10**. 37 (1875). — *Roßbach: Pflügers* Archiv. **15**. 4 (1877). — *Rollett: Pflügers* Archiv. **64**. 520 (1896). — Vgl. über ihre Entstehung u. a. *Ch. M. Gruber:* Americ. j. of physiol. **69**. 599 (1924). — *L. T. Brown* u. *W. W. Tuttle:* Americ. j. of physiol. **77**. 483 (1926). — [9]) *F. S. Lee: Pflügers* Archiv. **110**. 400 (1905). — *C. M. Gruber:* Americ. j. of physiol. **63**. 338 (1922 23). — [10]) Vgl. auch *L. T. Brown* u. *W. W. Tuttle:* Americ. j. of physiol. **77**. 483 (1926). — [11]) *G. R. Mines:* J. of physiol. **46**. 1 (1913). — *I. Gunzberg:* Arch. néerl. de physiol. **2**. 664 (1918). — [12]) *F. W. Fröhlich:* Z. f. allg. Physiol. **5**. 288 (1905). — [13]) Vgl. *John F. Fulton:* Americ. j. of physiol. **75**. 211, 235 (1925). — [14]) Vgl. hierzu *Helmholtz:* Wissenschaftl. Abhandl. **2**. 857 (1862). — *Marey:* J. de l'anat. et de la physiolog. 234 (1866). — *Rollett: Pflügers* Archiv. **64**. 507 (1896). — *P. Jensen: Pflügers* Archiv. **86**. 47 (1901). — *Lhotak:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 45 (1902); *Pflügers* Archiv. **94**. 22 (1903). — *Basler: Pflügers* Archiv. **106** 141 (1905). — *Lee:* Americ. j. of physiol. **2**. XI. (1899); *Pflügers* Archiv. **110**. 400. (1905).

lichen durch eine mehr und mehr verzögerte Erschlaffung. Schließlich trifft der nächstfolgende Reiz ein, während der Muskel seine Ausgangslänge noch nicht wieder erreicht hat. Dieser Zustand erfährt eine weitere Zunahme. Der Muskel behält einen Verkürzungsrückstand, eine Kontraktur bei, d. h. er kehrt überhaupt nicht mehr in die ursprüngliche Ruhelage zurück. Es ist noch nicht eindeutig aufgeklärt, worauf die zuletzt genannte Erscheinung zurückzuführen ist. Es ist möglich, daß dabei Geschehnisse eine Rolle spielen, die in Beziehung zum Tonus und den ihm zugrunde liegenden Zustandsänderungen im Muskelgewebe stehen[1]). Während des Stadiums der Ermüdung sind Latenzzeit und Refraktärstadium verlängert[2]). Es ist daran gedacht worden, daß die letztere Erscheinung dadurch bedingt sein könnte, daß der in jenes Stadium treffende zweite Reiz, ohne einen äußeren Erfolg zu erzielen, das Stadium des refraktären Verhaltens des Muskels verlängert. Den gleichen Einfluß würde dann der dritte, vierte u. s. w. Reiz haben[3]). Daß im Muskel mit dem Fortschreiten des Ermüdungszustandes tiefgehende Veränderungen des ganzen Zellgeschehens erfolgen, beweisen mancherlei Beobachtungen über seinen Stoffaustausch, den Zustand des Zellinhaltes der Muskelzellen u. dgl. mehr[4]). Zufriedenstellend sind unsere Kenntnisse des Ermüdungsvorganges noch keineswegs. Vor allem ist noch nicht klargestellt, worauf im Zellgeschehen die Ermüdung zurückzuführen ist. Daß am Nerven nur mittels besonderer Methoden Erscheinungen nachgewiesen werden können, die in Beziehung zum Ermüdungsvorgang stehen, haben wir bereits S. 138 erörtert. Es verbleibt noch die Möglichkeit, daß die Sohlenplatte, bzw. das periterminale Netzwerk Sitz von Veränderungen ist, die einer Entfaltung der Erregungsweitergabe hinderlich sind, oder aber es sind im Muskelgewebe selbst — in den Fibrillen oder im Sarkoplasma — Störungen vorhanden, die den Ablauf der zur Vollführung der Kontraktion erforderlichen Reaktionen erschweren. In dieser Beziehung ist der folgende Versuch von großem Interesse. Es erhält der M. gastrocnemius des Frosches aus zwei vorderen Wurzeln Nerven. Es wurde nun der Muskel von der einen aus gereizt, bis er vollständig ermüdet war[5]). Wurde nunmehr der Reiz von der anderen Wurzel aus ausgeübt, dann kontrahierte sich der Muskel gerade so, als ob er ganz frisch wäre. Man könnte nun daran denken, daß von beiden Nerven aus verschiedene Muskelfasern innerviert werden, und infolgedessen bei der Reizung jeder Wurzel bzw. des zugehörigen Nerven andere Gebiete des Muskels zur Kontraktion gebracht werden. Es ist dies jedoch, wie besondere Versuche gezeigt haben, nicht der Fall. Die erwähnte Beobachtung spricht dafür, daß die Verbindung zwischen Nerv und Muskel Sitz jenes Vorganges sein kann, der zu jenen Erscheinungen führt, die wir Ermüdung nennen. Streng bewiesen ist das jedoch auch noch nicht. In

[1]) Vgl. hierzu u. a. *J. Joteyko:* La fonction musculaire. Paris 1909. — *M. Lapicque* u. *J. Weill:* C. r. de la soc. de biol. **73**. 78 (1912). — *F. B. Hofmann* u. *O. Flössner:* Z. f. Biologie. **78**. 17 (1923). — [2]) *E. T. Brücke:* Z. f. Biol. **76**. 213 (1922). — [3]) Vgl. hierzu *N. E. Wedensky: Pflügers* Archiv. **100**. 1 (1903). — Vgl. auch *F. B. Hofmann: Pflügers* Archiv. **103**. 291 (1904). — [4]) Vgl. *G. Embden* u. *Erich Adler:* Z. f. physiol. Chemie. **118**. 1 (1922). — *Otto Meyerhof* u. *K. Lohmann:* Biochem. Z. **168**. 128 (1926). — [5]) *McKeen Cattell* u. *P. G. Stiles:* Americ. j. of physiol. **69**. 645 (1925). — *J. Beritoff: Pflügers* Archiv. **205**. 458 (1924).

diesem Zusammenhang sei der Beobachtung gedacht, daß ein durch willkürliche Kontraktionen ermüdeter Muskel sich wieder verkürzt, wenn er elektrisch gereizt wird. Umgekehrt kann ein durch direkte Reizung weitgehend ermüdeter Muskel willkürlich zur Kontraktion gebracht werden. Es ist schwer, zu sagen, worauf das verschiedene Verhalten des Muskels bei direkter und indirekter Reizung beruht. Vielleicht werden in beiden Fällen verschiedene Anteile jener Kettenreaktionen beeinflußt, die als Ergebnis die Kontraktion des Muskels zur Folge haben[1]). Vielleicht ermöglicht das Studium des Verhaltens der Erregungsströme vor und im Ermüdungszustand ein tieferes Eindringen in das Wesen jener Vorgänge, die ihm zugrunde liegen[2]). Wir kommen auf die Ermüdung noch einmal zurück, und zwar bei der Erörterung ihres Eintretens bei der Tätigkeit von Muskeln innerhalb unseres Organismus. Erwähnt sei nur noch, daß auch der aus dem Körper entfernte Muskel sich erholen kann. Es werden Zustandsänderungen zurückgebildet. Mancherlei Stoffwechselprodukte dürften durch den Sauerstoff der umgebenden Luft verändert werden. Konzentrationsverschiebungen von Ionen u. s. w. werden ausgeglichen. Viel rascher erfolgt die Erholung aus naheliegenden Gründen, wenn der ermüdete Muskel durchblutet wird.

In diesem Zusammenhang sei auf die S. 274 mitgeteilte Beobachtung hingewiesen, wonach bei einem je nach der Muskelart und den vorhandenen äußeren und inneren Bedingungen verschiedenen Intervall der Reizfolge die Ermüdung ausbleibt. Das Herz schlägt ununterbrochen rhythmisch, ohne daß eine solche erfolgt. Die sehr kurze Pause zwischen den einzelnen Kontraktionen genügt zur Erholung. Die Atemmuskulatur arbeitet auch in einem fortlaufenden Wechsel von Tätigkeit und Ruhe. Schon längst hat ferner die Erfahrung gezeigt, daß bestimmte Arbeitsleistungen um so länger durchführbar sind, wenn in geeigneter Weise Erholungspausen eingeschaltet werden.

Es ist nicht nur der Verlauf der Muskelkontraktion als solcher Gegenstand vieler Forschungen gewesen, vielmehr interessierte auch das zeitliche Moment. Zunächst ergab sich die Frage, ob der Moment des Reizes mit dem Beginn der Kontraktion zusammenfällt[3]). Ihre Beantwortung erfordert eine genaue Berücksichtigung der angewandten Versuchsanordnung. Wir können den Muskel mit Induktionsströmen erregen, die so stark sind und ferner augenblicklich ablaufen, daß er in seiner Gesamtheit mit einem Male in den erregten Zustand versetzt wird. In diesem Falle werden das Einsetzen des Reizes und der Beginn des Erregungsstromes zeitlich zusammenfallen. Prüfen wir in einem solchen Falle, ob die mechanischen Änderungen im Muskelgewebe mit dem Einsetzen des Erregungsstromes auftreten, dann finden wir außerordentlich kleine Zeiten (2·0—2·50 σ)[4]). Man hat auch hier von einer Latenzzeit gesprochen. Verwendet man zur Reizung schwächere Stromstöße, dann beginnt die

[1]) *F. Uhlmann: Pflügers* Archiv. **146**. 517 (1912). — [2]) Vgl. hierzu *St. Cobb* u. *A. Forbes:* Americ. j. of physiol. **65**. 234 (1923). — *Hans Altenburger: Pflügers* Archiv. **202**. 645 (1924). — *A. Judin* u. *O. Krönig: Pflügers* Archiv. **203**. 642 (1924). — [3]) Vgl. hierzu *H. Helmholtz:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 276 (1850.) — [4]) *W. Steinhausen: Pflügers* Archiv. **187**. 26 (1921). — *F. Rau:* Z. f. Biol. **76**. 25 (1922). — *A. Judin: Pflügers* Archiv. **198**. 263 (1923). — *F. Kleinknecht:* Z. f. Biol. **81**. 5 (1924). — Vgl. auch *John F. Fulton:* Quart. j. of experim. physiol. **15**. 349 (1925).

Kontraktion von der Kathode aus. Von hier aus pflanzt sie sich dann über den übrigen Muskel aus, und zwar ergibt sich, daß die Muskelfasern ein doppelsinniges Leitungsvermögen besitzen, d. h. wenn die Kathode z. B. die Mitte des Muskels einnimmt, dann bemerkt man, daß sich die „Kontraktionswellen" nach beiden Seiten hin ausbreiten. Jene Stelle, die in Kontraktion übergeht, dehnt zunächst die ihr benachbarte ruhende[1]). Dadurch wird die Veränderung der Länge des gesamten Muskels verzögert. Es ist verständlich, daß dieser Umstand, falls man der Bestimmung der Latenzzeit den Augenblick des Reizes und den Beginn der Muskelkontraktion zugrunde legt, zu einer ganz verschiedenen Latenzzeitdauer führen muß. Es ist deshalb richtiger, nicht den Moment des Reizes zu berücksichtigen, sondern den Beginn des Erregungsstromes am Ort der Reizung als Ausgangspunkt für die Bestimmung der genannten Zeit zu wählen. Die Zeit, die zwischen dem Ende des wirksamen Reizes und dem Beginn des Erregungsstromes vergeht, ist ohne Zweifel außerordentlich kurz, ja es wird sogar ein solches Intervall verneint[2]). Die Latenzzeit ist bei glatter Muskulatur größer als bei quergestreifter und bei dieser wieder länger bei der roten als bei der weißen. Die Dauer der Latenzzeit ist unter verschiedenen Bedingungen, wie z. B. verschiedene Reizstärke, verschiedene Temperatur, bei verschiedener Belastung des Muskels, nach Einwirkung der verschiedensten Stoffe auf ihn u. s. w. festgestellt worden. Es erübrigt sich jedoch, auf die erhaltenen Ergebnisse im einzelnen einzugehen, weil nicht klar liegt, ob in den einzelnen Fällen gleiche Größen zum Vergleiche gekommen sind, und ferner die Verhältnisse je nach den Versuchsbedingungen verschiedene gewesen sein können. So wurde z. B. eine Abnahme der Latenzzeit bei Zunahme der Reizstärke beobachtet[3]). Hierbei werden immer mehr Muskelfasern erregt und dadurch für die Verkürzung neue Bedingungen geschaffen. Man wird in Zukunft, wie oben schon begründet, ganz allgemein das Auftreten des Erregungsstromes am Ort der Reizung als Ausgangspunkt für die Feststellung der Latenzzeit nehmen müssen, damit stets gleiche Größen zum Vergleich kommen. Bemerkt sei, daß eine Verkürzung der Latenzzeit mit steigender Temperatur angegeben wird[4]). Bei Ermüdung und zunehmender Belastung erfährt sie eine Zunahme[5]).

Das Studium der Zeit, die vergeht, bis auf einen ausgeübten Reiz eine sichtbare Reaktion erfolgt, bzw. bis vom Auftreten des Erregungsstromes an eine solche in Gestalt einer mechanischen Änderung des Muskels zu erkennen ist, hat zu einer sehr wichtigen Feststellung geführt. Wir haben schon mehrfach hervorgehoben (vgl. z. B. S. 275), daß wir bei der Reizzufuhr zur Muskelfaser bei indirekter Reizung zwei verschiedene

---

[1]) *A. Bethe* u. *P. Happel: Pflügers* Archiv. **201**. 157 (1923). — Vgl. auch *J. Gad:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 250 (1879). — [2]) Vgl. hierzu *F. Rau:* Z. f. Biol. **76**. 25. (1922). — Vgl. auch *S. Garten:* Abhandl. der kgl. sächs. Gesellsch. der Wissensch., math.-physikal. Kl., 375 (1901). — [3]) Vgl. hierzu *Biedermann:* Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. **79** (3). 27 (1879). — [4]) *R. Tigerstedt:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 111 (1885). — *G. Weiss:* C. r. de la soc. de biol. 51 (1900). — *T. C. Burnett:* J. of biol. chem. **2**. 195 (1906/07). — *T. Gayda:* Arch. di fisiol. **11**. 1 (1912/13); Arch. ital. de biol. **58**. 432 (1912/13). — *G. Viale:* Arch. ital. de biol. **72**. 30 (1923). — [5]) *F. Wieser:* Z. f. Biol. **65**. 449 (1915).

Anteile zu unterscheiden haben, einmal den Nerven und dann jene Stelle, an der die Nervenfaser sich mit der Muskelfaser in Beziehung setzt[1]). Es ist schon seit langer Zeit bekannt, daß die Latenzzeit bei indirekter Reizung unter Berücksichtigung jener Zeit, die auf die Leitung durch den Nerven entfällt, größer ist als bei direkter Reizung[2]). Daraus ist geschlossen worden, daß die Überleitung des Reizes vom Nerven auf den Muskel unter besonderen Bedingungen erfolgt, bzw. in jenem Gebiet, das insbesondere das periterminale Netzwerk umfaßt. Vorgänge ausgelöst werden, die jenes Mehr an Zeit beanspruchen, durch das sich die Latenzzeit der indirekten von derjenigen der direkten Reizung unterscheidet. Man könnte z. B. an die Bildung eines Reizstoffes denken, der dann die Auslösung der Erregung in den Muskelfasern bewirkt (vgl. hierzu auch S. 212).

Daß zwischen Nerv und Muskelzelle eine Zwischenstelle eingeschaltet ist, die ein besonderes Verhalten zeigt, dafür sprechen noch mancherlei Beobachtungen. So konnte gezeigt werden, daß Nerv, Muskel und die zwischen beiden vermittelnden Systeme (Sohlenplatte und periterminales Netzwerk) in der Geschwindigkeit des Erregungsverlaufes Unterschiede zeigen, auch wird sie durch Temperatureinflüsse in den einzelnen Teilgebieten der Erregungsleitung verschieden beeinflußt[3]). Es bedarf jedoch noch weiterer Untersuchungen, um alle in dieser Richtung vorliegenden Beobachtungen von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus deuten zu können. Vor allem hat seit langer Zeit der Befund großes Interesse erweckt, daß Kurare, ein Alkaloide enthaltendes Produkt aus Strychnosarten, eine ganz spezifische Beziehung zu jener Stelle zeigt, an der Nerven- und Muskelfaser aneinander grenzen[4]). Spritzt man z. B. einem Frosch eine Kurarelösung geeigneter Konzentration in den Rückenlymphsack, dann bemerkt man, daß nach kurzer Zeit seine Bewegungen immer seltener und träger werden. Schließlich liegt er platt da und ist unfähig sich zu erheben. Man hat den Eindruck einer völligen Lähmung der Skelettmuskulatur. Überläßt man ein solches Tier sich selbst, dann tritt nach einiger Zeit, falls die Kuraredosis nicht zu groß war, vollständige Erholung ein. Es wird jene Substanz, welche die Lähmung hervorruft, durch die Nieren ausgeschieden. Warmblüter gehen ohne künstliche Atmung nach Vergiftung mit Kurare an Atemlähmung zugrunde, weil auch die Atemmuskeln mit Einschluß des Zwerchfelles in ihrer Funktion lahmgelegt werden. Frösche zeigen eine umfangreiche Hautatmung und vermögen mit ihrer Hilfe die an und für sich nicht so großen Anforderungen an den Gaswechsel zu befriedigen. Die Lähmung der Muskeln

[1]) Vgl. hierzu das S. 9 über die Sohlenplatte und das periterminale Netzwerk Dargelegte. — [2]) Vgl. hierzu *Yeo* u. *Cash:* Proceed. of the royal soc. of London. **33**. 462 (1881). — *J. Bernstein:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 329 (1882). — *R. Tigerstedt:* Ebenda. Suppl. 111 (1885). — *Boruttau:* Ebenda. 454 (1892). — Vgl. auch *A. Durig: Pflügers* Archiv **87**. 64 (1901). — [3]) *Keith Lucas:* J. of physiol. **35**. 103, 325 (1907); vgl. auch ebenda **34**. 372 (1906). — Vgl. auch *F. B. Hofmann* u. *E. Blaas: Pflügers* Archiv. **125**. 137 (1908); vgl. *A. Samojloff: Pflügers* Archiv. **208**. 508 (1925). — [4]) *Claude Bernard* u. *Pelouze:* C. r. de l'acad. des sciences. **31**. 533 (1850); Leçons sur les subst. tox. u. s. w. Paris 1857. — *Kölliker:* C. r. de l'acad. des sciences. **43**. 791 (1856). — *Kühne:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 477 (1860).

kann von mehreren Stellen aus bewirkt sein. Es könnte das Kurare die Muskelzellen selbst angreifen oder aber den motorischen Nerven oder zugehörige Ganglienzellgebiete. Die genaue Analyse der ganzen Erscheinung hat zu dem interessanten Ergebnis geführt, daß das Kurare jene Stelle beeinflußt, die von der Nerven- zur Muskelfaser überführt[1]). Man kann zeigen, daß die Muskulatur eines kurarisierten Tieres auf direkte Reize anspricht. Der zugehörige Nerv ist erregbar und leitet die Erregung. Sie kann jedoch nicht auf die Muskelfasern übergehen, weil die genannte Übergangsstelle blockiert ist. Es ist naheliegend, an eine Störung jenes Vorganges zu denken, der vielleicht den Reizstoff für die Auslösung des erregten Zustandes im Muskel liefert[2]).

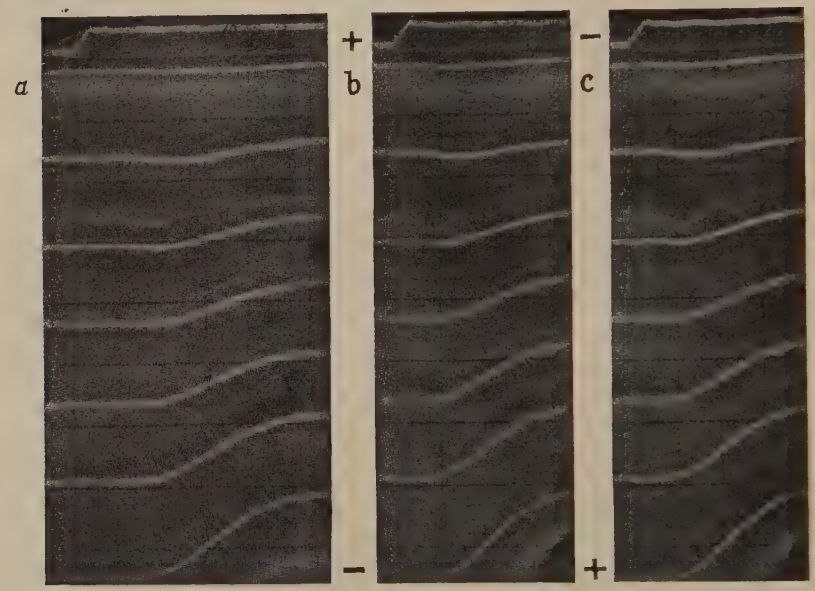
Wir haben wiederholt darauf hingewiesen, daß wir den Muskel vom Nerven aus — indirekt — und ferner direkt, d. h. dadurch reizen können, daß wir den Reiz dem Muskelgewebe selbst zuführen. Es ist nicht ohne weiteres klargestellt, ob beide Arten der Reizung verschieden sind, denn es kann der direkt angebrachte Reiz auch über die das Muskelgewebe durchziehenden Nervenfasern auf die Muskelfasern einwirken. Daß diese letzteren direkt erregbar sind, unterliegt jedoch keinem Zweifel, wohl aber bedarf es in jedem Einzelfalle einer genauen Prüfung, ob ein bestimmter Reiz auf dem Wege von Nervenbahnen auf das Muskelgewebe wirkt oder aber dieses direkt beeinflußt. Es liegt bereits eine solche Untersuchung vor, und zwar wurde nachgeforscht, ob der elektrische Reiz einerseits vom Nerven aus und andererseits dem Muskel direkt zugeführt, zu einem verschiedenen Erfolge führt. Zu diesem Zweck wurde die Muskelkontraktion in Anteilen verfolgt, und zwar in der Weise, daß auf dem Muskel Marken angebracht wurden, deren Verhalten bei erfolgtem Reiz photographiert wurde. Dabei zeigte es sich, daß bei Anwendung von schwachen bis eben maximalen Stromstößen (Öffnungsinduktionsschlägen), die den Muskel in seiner ganzen Länge durchsetzten, bei direkter und indirekter Reizung gleiche Bilder erhalten wurden. Vgl. hierzu Abb. 101[3]). Es spricht dies dafür, daß die Erregung auch bei direkter Reizung über die Nervenendigungen erfolgt ist. Die Kontraktion setzt zuerst in der Mitte des Muskels ein und ergreift fast gleichzeitig die ihr benachbarten Teile des Muskelgewebes. An dieser Stelle findet sich die plexusartige Verzweigung des Nerven. Es kontrahieren sich dann — verwendet wurde zu den Versuchen der M. sartorius

[1]) *L. u. M. Lapicque:* (C. r. de la soc. de biol. **1**. 991 [1906]; **2**. 733 [1908]) sind der Ansicht, daß das Kurare die Muskelfasern direkt beeinflußt. — Vgl. hierzu auch *R. Böhm:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **63**. 177 (1910). — *M. Gildemeister:* Z. f. Biol. **62**. 358 (1913). — *Boruttau:* Zbl. f. Physiol. **31**. 303 (1916). — *C. P. Watts:* J. of physiol. **59**. 143 (1924). — *Paul Vogel:* Z. f. Biol. **83**. 147 (1925). — *K. Hecht:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **113**. 314 (1926). — Über einen Versuch, die Kurarewirkung peripher von der motorischen Nervenendigung zu lokalisieren, vgl. *Langley:* J. of physiol. **33**. 374 (1905); **36**. 347 (1907); **38**. 39 ff. (1908). — Vgl. hierzu *O. Riesser:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **92**. 254 (1922). — [2]) Die Affinität der motorischen Nervenendigung zum Kurare bzw. zu dem aus ihm gewonnenen Kurarin ist außerordentlich groß. Es genügt schon die Berührung jener Stelle mit dem genannten Alkaloid, um ihre allerdings reversible Außerfunktionssetzung herbeizuführen. Vgl. u. a. *A. V. Hill:* J. of physiol. **39**. 361 (1909). Interessanterweise haben manche Basen und vor allem quaternäre eine dem Kurarin ähnliche Wirkung. — [3]) Entnommen: *P. Happel: Pflügers* Archiv. **213**. 337 (1926).

des Frosches, der an seinem breiten (proximalen) Ende aufgehängt war — die Abschnitte der Muskelspitze, hierauf folgt die Muskelbasis.

Wir haben S. 277 des Umstandes gedacht, daß sich bei schwächeren Stromstößen nachweisen läßt, wie sich von der Kathode aus die Kontraktion fortpflanzt, und zwar erfolgt ihre Fortleitung mit sich gleichbleibender Geschwindigkeit. Sie wurde bei dem aus dem Körper entfernten Froschmuskel bei Zimmertemperatur zu

Abb. 101.



Zuckungsbilder eines mit schwarzen Seidenfäden bebänderten, mit dem Nerven herauspräparierten und mit dem breiten Ende befestigten Sartorius von Rana esculenta. Belastung 1·0 *g*. Bei *a* Reizung vom Nerven aus, bei *b* und *c* direkte Reizung bei längsdurchfließendem Reizstrom. Kathode bei *b* unten, am beweglichen Muskelende, bei *c* oben, am breiten, fixierten Muskelende. Die oberste Kurve stellt das Reizsignal dar. Ordinatenabstand 10·8 σ.

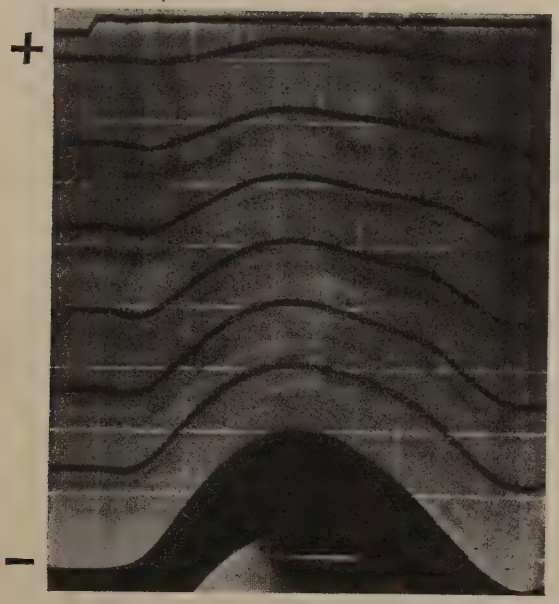
2·1 *m* pro Sekunde gefunden[1]). Eine größere Geschwindigkeit wurde bei Muskeln festgestellt, die im Organismus verblieben waren (z. B. 5·9 *m* in der Sekunde)[2]). Für den ausgeschnittenen, roten M. cruralis des Kaninchens ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit zu 3·0 bis 3·4 *m* pro Sekunde bestimmt worden und für den weißen M. semimembranosus zu 5·4 bis 11·3 *m* pro Sekunde[3]). Für die Armmuskeln des Menschen wird angegeben, daß die Kontraktionswelle in der Sekunde 10 bis 13 *m* zurücklegt[4]). In glatter Muskulatur ist ihre

[1]) Vgl. hierzu *A. Bethe* u. *P. Happel: Pflügers* Archiv. **201**. 157 (1923). — [2]) *Th. W. Engelmann* und *Woltering: Pflügers* Archiv. **66**. 574 (1897). — [3]) *A. Rollett: Pflügers* Archiv. **52**. 227 (1892). — Vgl. auch *J. Bernstein* u. *Steiner:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 526 (1875). — [4]) *L. Hermann: Pflügers* Archiv. **10**. 48 (1875). — *H. Piper:* Z. f. Biol. **52**. 41 (1908/09). — Vgl. auch *O. W. Tiegs* (Transact. and proceed. royal soc. of South Australia. **47**. 153 [1923]), der auf Grund seiner Auffassung des Baues der Muskelfasern (vgl. hierzu S. 224) den Weg zu berechnen sucht, den die Erregungswelle in diesen zurückzulegen hat.

Fortpflanzungsgeschwindigkeit viel geringer (10 *mm* pro Sekunde und weniger)[1]).

Der S. 277 mitgeteilte Befund[2]), wonach bei Anwendung nicht zu starker Stromstöße zu beobachten ist, wie sich beim Muskel die Kontraktion wellenförmig von der erregten Stelle aus fortpflanzt und dabei sein noch ruhender Teil gedehnt wird — wobei der Grad der

Abb. 102.



Aufnahme von Einzelzuckungskurven eines kuraresierten M. sartorius von Rana esculenta. Kathode am unteren Muskelende. Unterste Kurve = Zuckungskurve des ganzen Muskels. Oberste Kurve = Kurve des Reizsignals. Belastung 0·3 *g*. Ordinatenabstand 10·8 σ.

Dehnung von der bereits vorhandenen, z. B. durch verschieden schwere Gewichte bewirkten abhängig ist —, ist durch Versuche besonderer Art erhoben worden, und zwar durch Registrierung der Längenkurve einzelner Muskelabschnitte. Zu diesem Zwecke war der zu beobachtende Muskel, der mit einem Ende befestigt war und am anderen einen leichten Schreibhebel trug, in gleicher Weise, wie bei den S. 279 geschilderten Versuchen, mit mehreren Marken versehen, die auf photographischem Wege während der Kontraktion in ihrer Stellung beobachtet wurden. In Abb. 102[3]) ist das Ergebnis eines solchen Versuches wiedergegeben.

---

[1]) Vgl. über die ersten Versuche der Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Muskel: *Aeby:* Arch. f. (Anat.u.) Physiol. 253 (1860); Untersuchungen über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizung in der quergestreiften Muskulatur. Vieweg, Braunschweig 1862. — [2]) *A. Bethe* u. *P. Happel* l. c. Zitat [2]), S. 280. — [3]) Entnommen: *A. Bethe* u. *P. Happel* l. c. S. 164.

Das + und — Zeichen zeigt die Lage der Reizelektroden an. An den Einzelkurven, welche die Kontraktion der einzelnen Teile des Muskels wiedergeben, erkennt man, daß sie nicht sofort nach Einsetzen des Reizes ansteigen, vielmehr vergeht Zeit, und zwar hebt sich die Kurve um so später ab, je weiter sie von der Kathode entfernt ist. Es kommt darin das Fortschreiten der Kontraktionswelle von der Kathode aus zum Ausdruck. Weiterhin bemerkt man, daß die Kurven, bevor sie die Grundlinie verlassen, um anzusteigen, zunächst etwas absinken. Es ist dies an der der Kathode benachbarten Kurve am wenigsten ausgesprochen. Diese Erscheinung ist auf die stattfindende Dehnung der noch ruhenden Segmente durch die schon in Kontraktion befindlichen zurückzuführen. Sie fehlt nämlich, wenn die Kathode nicht, wie im vorliegenden Falle am freien Ende des Muskels, sondern am befestigten angebracht ist.

Wir haben bisher bei der Betrachtung des zeitlichen Verlaufes der mechanischen Veränderungen, die ein Muskel, der von einem wirksamen Reiz getroffen wird, aufweist, nur seiner Verkürzung, jedoch nicht der Spannungsänderungen gedacht. Auch diese sind genau verfolgt worden, und zwar an Hand von isometrischen Muskelkontraktionen (vgl. hierzu S. 230). Bei dem im Zusammenhang mit dem Blutkreislauf befindlichen Muskel steigt die isometrische Zuckungskurve plötzlich an und zeigt einen konvexen Anstieg[1]). Die Spannungskurve geht bei indirekter Reizung im Anschluß an ihren aufsteigenden Teil in ein flaches Gipfelplateau über, an das sich in einem scharfen Knick der die Erschlaffung anzeigende Teil der Kurve anschließt. Sobald sich der Muskel unter nicht normalen Bedingungen befindet, zeigt die Spannungskurve ein anderes Aussehen. Vor allem fehlt der plötzliche Übergang in den erschlafften Zustand. Bei direkter Reizung ist der erwähnte scharfe Knick gleichfalls nicht vorhanden. Der ganze Verlauf der Spannungskurve wird ohne Zweifel durch die physikalisch-chemische Beschaffenheit des Muskelgewebes beeinflußt. Sie hemmt ihre freie Entwicklung. Es vermag uns die Betrachtung einer Spannungskurve nur über die in jedem Augenblick stattfindende Entwicklung der gesamten Spannung zu unterrichten. Wir erfahren dabei nichts über das Verhalten der einzelnen Muskelfasern. Daß diese nicht alle auf einmal eine gleichmäßige isometrische Kontraktion ausführen, war an und für sich wahrscheinlich[2]). Einen Beweis für diese Annahme erbrachten Versuche[3]), die in gleicher Weise durchgeführt wurden, wie es S. 279 und 281 beschrieben worden ist, d. h. es wurde das Verhalten der einzelnen Teile des Muskels während der isometrischen Kontraktion verfolgt. Ausgeführt wurden die Versuche am kuraresierten M. sartorius des Frosches. Es zeigte sich, daß bei der isometrischen Zuckung sich die reiznahen (Kathode!) Muskelabschnitte verkürzen, während reizferne gedehnt werden. Erst nach einiger Zeit überwiegt die Spannung im letzteren Muskelabschnitte. Nunmehr werden auch sie verkürzt und gleichzeitig die ersteren gedehnt.

[1]) *John F. Fulton:* Proceed. of the royal soc. **97** (B). 424 (1925). — [2]) Vgl. hierzu *W. Bowman:* Philosoph. transact. of the royal soc. Teil 1, 457 (1840). — *J. v. Kries:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 142 (1895). — *M. Blix:* Skand. Arch. f. Physiol. **6**. 240 (1895). — [3]) *Ernst Fischer: Pflügers* Archiv. **213**. 352 (1926).

Von besonderem Interesse ist der oben erwähnte Umstand, daß, wie der scharfe Knick in der Spannungskurve angezeigt, jener Vorgang, der die Spannungsentwicklung bewirkt, ganz plötzlich ausgeschaltet wird. Es erfolgt dann die Erschlaffung, bei deren Gestaltung und Ablauf die Viskosität des Muskels eine ausschlaggebende Rolle spielt. Erwähnt sei, daß dieser scharfe Übergang von gespanntem und entspanntem Zustand nicht nur dann gestört ist, wenn sich Muskeln unter nicht normalen Verhältnissen befinden, sondern auch dann, wenn Ermüdung eintritt[1]). Alle derartigen Beobachtungen regen dazu an, bestimmtes Geschehen, das sich in registrierbaren Erscheinungen äußert, in seinem Wesen und seiner Ursache aufzuklären, gilt es doch mit ihrer Hilfe tiefer in das Geheimnis aller jener Funktionen einzudringen, die dem Muskelgewebe eigen sind. Die bloße Feststellung, daß die mannigfachsten Bedingungen den Verlauf der isotonischen und isometrischen Zuckungskurve verändern können, befriedigt uns nicht. Wir wollen deshalb an dieser Stelle nur Befunde erwähnen, die geeignet sind, Anhaltspunkte für bestimmte Vorgänge in der Muskelfaser zu geben. Vor allem interessiert uns die Feststellung, daß mit der Zunahme der Reizstärke die Spannung im Muskel, der das Bestreben hat, sich zu verkürzen, jedoch daran gehindert ist, mehr und mehr bis zu einem Maximum ansteigt und parallel damit — bis zu einer gewissen Grenze[2]) — auch die Wärmebildung in die Höhe geht. Es ist nun von der größten Bedeutung, daß die Spannung dann, wenn dem Muskel die Möglichkeit, sich zu verkürzen, gegeben wird, im Laufe seiner Kontraktion mehr und mehr abnimmt. Es ist bei gleicher Reizstärke die Wärmebildung um so geringer, je mehr seine Länge abnimmt. Dieser Befund führt uns bereits mitten in jenen Komplex von Fragestellungen hinein, der sich mit dem Wesen jener Vorgänge befaßt, die der Muskeltätigkeit und insbesondere der Arbeitsleistung zugrunde liegen. Wir kommen auf diese wichtigen Probleme noch eingehend zurück. Erwähnt sei an dieser Stelle nur, daß man sich vorstellen kann, daß der Muskel zunächst im Anschluß an den Erregungsvorgang in Spannung gerät — man hat bildlich von der Verwandlung des Muskels in ein elastisches gespanntes Band gesprochen. Vermag er sich zu verkürzen, dann steht ein je nach der in Frage kommenden Arbeitsleistung verschieden großer Anteil der Spannungsenergie für äußere Arbeit zur Verfügung. Wird dagegen die Verkürzung des Muskels verhindert, dann verwandelt sich die gesamte Spannungsenergie in Wärme.

Das Studium des Verlaufs der isometrischen Kontraktion unter verschiedenen Bedingungen hat noch mancherlei wichtige Befunde gezeitigt[3]). Es sei erwähnt, daß die Ausgangslänge einen Einfluß auf die zeitlichen Verhältnisse der Erschlaffung ausübt. Sie erfolgt um so langsamer, je stärker der Muskel im Anfang gedehnt war[4]). Bei

---

[1]) *John F. Fulton:* Proceed. of the royal soc. **97** (B). 431 (1925). — [2]) Vgl. hierzu *W. Hartree* u. *A. V. Hill:* l. c. Zitat [2]), S. 270. — Vgl. auch *E. D. Adrian:* J. of. physiol. **57**. XI. (1923). — *W. O. Fenn:* J. of physiol. **58**. 175, 373 (1923). — [3]) Vgl. über die Spannungsentwicklung in der glatten Muskulatur *F. R. Winton:* J. of physiol. **61**. 368 (1926). — [4]) Vgl. *A. Fick:* Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung. Leipzig 1882. — *W. Hartree* u. *A. V. Hill:* J. of physiol. **55**. 389

steigender Temperatur nimmt die Zuckungsdauer ab. Es wird dabei die Zeit der Erschlaffung mehr beeinflußt als diejenige des Anstiegs der Spannung. Es sind ferner Einflüsse der Spannung des Muskels auf die Höhe der Erregungsströme beobachtet[1]).

Es sei gleich an dieser Stelle hervorgehoben, daß unter den Bedingungen, unter denen sich Muskelkontraktionen in unserem Organismus vollziehen, mit wenig Ausnahmen, in denen die isotonische bzw. isometrische Kontraktion sehr stark überwiegt — im wesentlichen isotonisch arbeiten die Augenmuskeln, isometrisch die Kaumuskeln, wenn sie Nahrung zwischen den Backzähnen zerquetschen —, sowohl Länge als auch Spannung sich ändern. Man hat derartige Muskelkontraktionen auxotonische genannt. Es ergeben sich dabei die mannigfaltigsten Kombinationen von Verkürzungs- und Spannungsgraden. Sie erforderten weitere Modellstudien[2]). Es galt außer Bedingungen, die zu möglichst isotonischen und isometrischen Kontraktionen führen, solche zu wählen, bei denen diese „Grenzbedingungen" in mehr oder weniger großem Ausmaße zusammen zur Geltung kommen. So kann man z. B. einem Muskel ein Gewicht anhängen, das jedoch, solange er sich nicht verkürzt, keinen Einfluß auf seine Länge hat. Nun wird er gereizt. Es steigt die Spannung des Muskels so lange an, bis sie ebenso groß ist, wie die entgegengesetzt wirkende Kraft des Gewichtes. Von diesem Augenblick an verkürzt sich der Muskel bei gleichbleibender Spannung. Erschlafft der Muskel, dann bleibt die letztere zunächst gleich, bis jene Stelle erreicht ist, bei der der Muskel durch Unterstützung des Gewichtes von diesem wieder entlastet wird. Nunmehr sinkt die Spannung ab, bis der Ausgangspunkt wieder erreicht ist. Wir können uns den Fall denken, daß das Gewicht so schwer ist, daß es vom Muskel nicht gehoben werden kann. In diesem Falle haben wir eine isometrische Kontraktion des Muskels vor uns. Von diesem Grenzfalle aus können wir nun alle möglichen Sonderfälle mit einem geringeren Gewichte prüfen und verfolgen, wie sich die Längenspannungskurve verhält. Man hat jene Kontraktionen, die nach Abhebung des unterstützten Gewichtes eintreten, Überlastungskontraktionen genannt. Man kann weiterhin den Muskel sich eine Strecke weit unbelastet verkürzen lassen und bewirken, daß das Gewicht erst dann einwirkt, wenn die Kontraktion einen bestimmten Grad erreicht hat. Oder es wird das Gewicht vom sich kontrahierenden Muskel auf eine bestimmte Höhe gehoben und dann unterstützt. Hierauf reizt man den Muskel erneut. Derartige Versuche haben ergeben, daß der Muskel bei gegebener Reizung um so kürzer wird, je höher das Niveau seiner Unterstützung liegt. Zugleich wird die Strecke, um die das Gewicht gehoben wird, um so kürzer[3]).

(1921). — *J. F. Fulton:* J. of physiol. **58**. Proceed. of physiol. soc. XXXVI. (1924). — Vgl. auch *J. v. Kries:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 348 (1880); 1 (1892). — *J. Seemann: Pflügers* Archiv. **106**. 420 (1904/05); **108**. 447 (1905). — [1]) Vgl. hierzu *J. F. Fulton:* J. of. physiol. **60**. XXI (1925). — [2]) Vgl. hierzu u. a. *Santesson:* Skand. A. f. Physiol. **5**. 150 (1895). — [3]) *J. v. Kries:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 348 (1880); 1 (1892). — *M. Blix:* Skand. Arch. f. Physiol. **5**. 148 (1895).

Wieder andere Bedingungen liegen der folgenden Versuchsanordnung zugrunde. Der Muskel verkürzt sich ohne Belastung — also isotonisch — und stößt dann auf einen Widerstand. Jetzt erfolgt Spannungszunahme, d. h. auf eine isotonische folgt eine isometrische Kontraktion. Man nennt solche Zuckungen Anschlagszuckungen[1]). Man kann auch umgekehrt den Muskel die letztere Art der Kontraktion ausführen lassen, bis er seine volle Spannung erreicht hat. In diesem Augenblick läßt man plötzlich seine Verkürzung eintreten[2]). Besonders kompliziert liegen die Verhältnisse bei den sogenannten Schleuderzuckungen. Sie kommen z. B. dann zustande, wenn der Muskel an einem Hebel von sehr hohem Trägheitsmoment angreift. Es steigt die Spannung, während der Muskel dem Hebel eine bestimmte Beschleunigung erteilt, steil an, um dann mit einem Male auf Null zu fallen, wenn dieser sich infolge seines Trägheitsmomentes vom Muskel abhebt.

Alle erwähnten Versuche, bei denen die Längen-Spannungs-Verhältnisse bei abwechselnd isometrischen und isotonischen Bedingungen verfolgt worden sind, dienen uns in ihren Ergebnissen als Grundlage zum Studium der entsprechenden Verhältnisse bei den innerhalb des Organismus tätigen Muskeln. Zugleich haben sie, je sorgfältiger die Versuchsbedingungen überdacht worden sind, manche Fehlerquelle aufgedeckt und uns gelehrt, Längen- und Spannungsänderungen in möglichst reiner Form für sich zu betrachten. Wollen wir die gewonnenen Erfahrungen auf Muskeln des tierischen Körpers übertragen, die an Ort und Stelle unter normalen Verhältnissen ihre Tätigkeit entfalten, dann müssen wir in jedem Einzelfalle uns ein klares Bild über die Bedingungen zu machen suchen, unter denen jeweilen Muskeln zur Wirkung kommen — z. B. in Gestalt der Leistung äußerer Arbeit. Ein flüchtiger Blick auf die in unserem Organismus möglichen einschlägigen Bedingungen zeigt uns, wie mannigfaltig sie sein können. Zunächst wissen wir, daß die Muskeln in unserem Organismus eine bestimmte Dehnung zeigen. Wir haben schon S. 229 darauf aufmerksam gemacht, daß beim Einschneiden eines Muskels die Wundränder auseinander weichen. Durchtrennt man einen Muskel ganz, dann zieht sich jeder Stumpf gegen seine Befestigungsstelle zurück. Wir können nun einen Muskel dadurch mehr oder weniger stark dehnen und damit seine Spannung beeinflussen, daß wir z. B. eine Streckbewegung ausführen. Nehmen wir als Beispiel den M. biceps des Armes. Strecken wir den Arm so stark als nur möglich im Ellbogengelenk, dann erreicht die Dehnung des genannten Muskels den innerhalb der gegebenen Verhältnisse größten Grad. Beugen wir nunmehr den Arm im genannten Gelenke mehr und mehr, dann entspannen wir den Bizeps. Von jeder einzelnen Stellung aus kann z. B. ein Gewicht gehoben werden. Wir können den Bizeps zunächst nur das Gewicht des Unterarmes heben lassen oder diesen unterstützen und in eine bestimmte Beugestellung führen und nunmehr ein bestimmtes Gewicht zur Hebung bringen. Wir können ferner den Versuch so einrichten, daß es zu einer Schleuderbewegung kommt, d. h. daß das Gewicht zunächst eine bestimmte

[1]) *J. v. Kries:* l. c. — *F. Schenk: Pflügers* Archiv. **57**. 106 (1894); vgl. auch **61**. 77 (1895). — *K. Kaiser:* Z. f. Biol. **33**. 157 (1896). — [2]) *A. Fick:* Verhandl. der physik.-med. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. 18 (1884).

Spannung veranlaßt und dann zur Abhebung kommt. Diese Bemerkungen sollen dartun, daß den oben erwähnten Versuchen am ausgeschnittenen Muskel eine große Bedeutung für die Erkenntnis aller jener Vorgänge zukommt, die sich im Muskelgewebe unseres Organismus im Verlaufe seiner Tätigkeit vollziehen. Gleichzeitig erkennen wir, daß die in ihm vorhandenen besonderen Verhältnisse gewisse Grenzen von Möglichkeiten schaffen und damit die zu wählenden Bedingungen bei Versuchen an aus dem Körper entfernten Muskeln einschränken. So können wir den ausgeschnittenen Muskel bedeutend stärker spannen, als es innerhalb des Organismus unter normalen Verhältnissen möglich ist. Uns interessiert natürlich in erster Linie jener Spannungszustand, der der größten Dehnungsmöglichkeit innerhalb des Organismus entspricht, am meisten. Im allgemeinen findet man den größten Spannungszuwachs[1]) — Endspannung weniger Anfangsspannung — bei einer Länge des Muskels, die seiner stärksten oder doch annähernd größten Dehnung entspricht[2]). Gesamtspannung und Spannungszuwachs sind Funktionen der Länge des Muskels. Eine Proportionalität zwischen Spannung und Muskellänge ist nur bei geringen Anfangsspannungen vorhanden[3]). Von besonderem Interesse ist die Beziehung zwischen den Muskelfaserlängen und der Energieentwicklung bei der Muskeltätigkeit. Es ergab sich, daß die Gesamtenergie — mechanische Arbeit plus Wärmeentwicklung — der Anfangslänge des Muskels vor dem isometrischen Tetanus innerhalb gewisser Grenzen proportional ist[4]).

Bei der Auswertung der im Experiment und vor allem an Hand von Versuchen an ausgeschnittenen Muskeln gewonnenen Ergebnisse müssen wir uns stets die Frage vorlegen, inwieweit sie auf die in unserem Organismus gegebenen Verhältnisse übertragbar sind. Wir haben bereits betont, daß die Länge, von der aus ein Muskel sich verkürzt, keine ohne weiteres gegebene ist. Die Konfiguration der Gelenkflächen, die Gelenkkapsel, der Bandapparat u. s. w. bedingen gewisse Beschränkungen der Bewegungsmöglichkeiten innerhalb eines Gelenkes. Die Grenzen der Beeinflussung der Muskellänge sind durch die größtmögliche Streckung und Beugung gegeben. Aber auch dann, wenn wir z. B. die Streckstellung einnehmen, ist damit die Länge der in Frage kommenden Muskeln keine ohne weiteres gegebene. Es kann sich die tonische Innervation geltend machen. Ferner muß auch die Nachdehnung berücksichtigt werden. Wir haben bereits S. 231 ff. erörtert, daß der Tonus den Zustand des Muskels beeinflußt. Dieser Einfluß kommt bei den ausgeschnittenen Muskeln in Wegfall, dagegen muß ihm bei

[1]) Vgl. über das Verhalten des Spannungszuwachses bei verschiedener Muskellänge: *M. Blix:* Skand. Arch. f. Physiol. **5**. 150 (1895). — *C. L. Evans* und *A. V. Hill:* J. of physiol. **49**. 10 (1914/15). — *Y. Doi:* J. of physiol. **54**. 218 (1920). — *O. Beck: Pflügers* Archiv. **193**. 495 (1922). — [2]) Vgl. hierzu *O. Beck: Pflügers* Archiv. **193**. 495 (1922). — Vgl. auch *A. Fick:* Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskeltätigkeit. Leipzig 1882. — *F. A. Feuerstein: Pflügers* Archiv. **43**. 355 (1888). — *C. L. Evans* u. *A. V. Hill:* J. of physiol. **49**. 10 (1914/15). — *F. Franke: Pflügers* Archiv. **180**. 303 (1920). — Vgl. zu der ganzen Frage auch *H. v. Recklinghausen:* Gliedermechanik und Lähmungsprothesen. **1**. J. Springer, Berlin (1920). — [3]) Vgl. hiezu *O. Beck:* l. c. u. *v. Recklinghausen;* l. c. — [4]) *M. Blix:* Skand. Arch. f. Physiol. **5**. 150, 173 (1895); **12**. 114 (1902). — *A. V. Hill:* Ergebnisse der Physiol. **15**. 428 (1916). — *Rhode:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **68**. 401 (1912). — *E. Starling:* Das Gesetz der Herzarbeit. Bircher, Bern 1920.

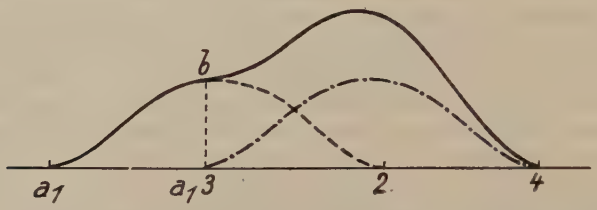
den mit dem Nervensystem verbundenen Rechnung getragen werden. Vergleicht man die von einem bestimmten Muskel bei voller Entfaltung seiner Tätigkeit zu erwartende Kraftentwicklung mit jener, die er an Ort und Stelle herzugeben vermag, dann erkennt man, daß die letztere beträchtlich hinter der ersteren zurücksteht. Es kommt dies daher, daß der Muskel einerseits bei einer kleineren Länge als der innerhalb des Organismus möglichen geringsten und andererseits bei einer größeren Dehnung, als sie an Ort und Stelle erreichbar ist, noch Spannung entwickeln kann, d. h. es kann dieser Betrag unter den im Körper gegebenen Verhältnissen nie ausgenützt werden.

Wir haben bereits erfahren, daß die Tätigkeit unserer Muskeln mit wenig Ausnahmen einer Dauerkontraktion und nicht einer Einzelzuckung entspricht. Zahlreiche Untersuchungen hatten zum Ziel, jenen Zustand, der Tetanus genannt worden ist, auch an aus dem Körper entferntem Muskel hervorzurufen und die Bedingungen, unter denen er eintritt, festzustellen. Der gegebene Weg war, die Einzelreize sich fortlaufend schneller folgen zu lassen. Wir können zunächst feststellen, in welcher Zeit unter gegebenen Verhältnissen — bestimmter Muskel, bestimmte Reizstärke und andere innerhalb der Versuchsdauer möglichst gleichbleibende äußere und innere Bedingungen — eine Einzelzuckung abläuft. Nunmehr lassen wir einen zweiten Reiz folgen, nachdem die vorhergehende Muskelkontraktion abgelaufen ist. Wir erhalten so eine Einzellängenkurve nach der anderen. Jetzt vermindern wir das Zeitintervall zwischen den einzelnen Reizen mehr und mehr und erreichen schließlich, daß der Muskel von einem zweiten Reiz getroffen wird, bevor er seine Ausgangslänge wieder erreicht hat. Wir haben es in der Hand, den zweiten Reiz in einem beliebigen Zeitpunkt des ganzen Kontraktionsvorganges einwirken zu lassen, d. h. er kann den Muskel z. B. in dem Augenblick treffen, in dem er beinahe ganz erschlafft ist, er kann aber auch in eine andere Phase der Verlängerung und endlich in diejenige der Verkürzung fallen. Bei weiterer Steigerung der Reizfolge trifft ein dritter, dann ein vierter u. s. w. Reiz ein, während der Muskel sich im Stadium des Kontraktionsvorganges befindet. Wie wir schon S. 137 erfahren haben, können wir das Intervall zwischen den Reizen nicht beliebig stark verkürzen und zugleich Wirkungen erzielen. Sobald der einem wirksamen Reiz nachfolgende in die absolute refraktäre Phase fällt, bleibt ein Erfolg aus, oder er ist beim Einfall in die relative Phase der refraktären Periode herabgemindert. Wir können derartige Versuche einmal bei isotonischer und dann bei isometrischer Kontraktion ausführen. Betrachten wir zunächst das Ergebnis bei der isotonischen Muskelverkürzung. Es ist an einem einfachen Beispiel in Abb. 103, S. 288, dargestellt. Man erkennt, daß der Muskel, während er sich im Zustand der Kontraktion befindet, von einem zweiten Einzelreiz getroffen wird. Dieser sei jenem Reiz, der die Verkürzung des Muskels ausgelöst hat, gleichwertig. Im Anschluß an den zweiten Reiz verkürzt sich der Muskel von jener Stelle aus, in der dieser eintrifft, annähernd so stark[1]), als ob er von der Ruhelage ausgehen würde[2]). Der über-

[1]) Vgl. hierzu *M. v. Frey:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 213 (1888). — [2]) *Helmholtz:* Bericht über die Verhandlungen d. kgl. preuß. Akad. d. Wissensch. Berlin. 330 (1854).

sichtlichste Fall ist der, bei dem der zweite Reiz den Muskel in dem Augenblick trifft, in dem er im Höhepunkt jener Verkürzung angelangt ist, die der Wirkung des ersten Reizes entspricht. Es erreicht nun die Längenkurve des Muskels nach Eintreffen des zweiten Reizes eine Höhe, die annähernd doppelt so hoch ist, wie die dem Einzelreiz entsprechende[1]). Trifft ein dritter, vierter u. s. w. Reiz den Muskel im Kontraktionszustand, dann wirken sich diese in weiteren Zunahmen seiner Verkürzung aus. Man hat die ganze Erscheinung Superposition oder Summation der Muskelzuckungen genannt. Wir erkennen aus den mitgeteilten Befunden, daß ein Einzelreiz einen geringeren Erfolg hat, wenn er allein zur Wirkung kommt, als zwei und mehr gleich starke Reize, sofern sie den Muskel im Zustand der Verkürzung treffen. Ferner ist von größter Bedeutung, daß ein Einzelreiz, der so stark

Abb. 103.



a_1—2 Längenkurve bei Einwirkung eines Einzelreizes. a_1 3—4 Längenkurve bei Einwirkung des gleichen Einzelreizes, vorausgesetzt, daß der Muskel sich in Ruhelage befände. b = Eintreffen des zweiten Einzelreizes, während der Muskel kontrahiert ist.

ist, daß auch bei weiterer Steigerung der Reizstärke keine Zunahme der Zuckungshöhe mehr erzielt werden kann, in seiner Wirkung hinter dem Einfluß von mehreren, zu einer Summation der Zuckungen führenden Reizen zurückbleibt. Von besonderem Interesse ist ferner, daß bei geeigneten Bedingungen — starke Belastung — die Ordinate der Summationskurve größer als die Summe der Ordinaten der den angewandten Einzelreizen entsprechenden Längenkurven ist[2]). Ferner ist bemerkenswert, daß die zweite Zuckung einer summierten Zuckung ihren Gipfel rascher erreicht, als das bei der ersten Zuckung der Fall ist.

Folgen sich die Einzelreize so rasch, daß der Muskel keine Zeit hat, sich in ihren Pausen zu verlängern, dann verharrt er in einem den vorhandenen Bedingungen entsprechenden Grad der Dauerverkürzung (Tetanus). Der Tetanus stellt einen besonderen Fall der Summation der Zuckungen dar. Wir gelangen zur Dauerkontraktion, indem wir die Zahl der Einzelreize in der Zeiteinheit mehr und mehr ansteigen lassen. Zunächst gewinnen wir eine Längenkurve, welche die

[1]) Vgl. hierzu *H. Sewall:* J. of physiol. **2**. 164 (1879). — J. *v. Kries* u. *H. Sewall:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 66 (1881). — *John F. Fulton:* Americ. j. of physiol. **75**. 211 (1925). — [2]) Vgl. hierzu *Helmholtz:* l. c. — *H. Kronecker* u. *G. St. Hall:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 11 (1879). — *F. Schenck: Pflügers* Archiv. **96**. 399 (1903). — *D. Ackermann: Pflügers* Archiv. **117**. 329 (1907).

Wirkung der einzelnen Reize noch erkennen läßt. Die Kurve sieht gezackt aus (vgl. hierzu Abb. 104 und 105.) Man hat einen solchen Tetanus einen unvollkommenen genannt[1]). Wird die Reizfrequenz noch weiter gesteigert, dann erhalten wir eine glatte Längenkurve. Es liegt dann ein vollkommener Tetanus vor (vgl. Abb. 106). Die Kurve eines in Dauerkontraktion versetzten Muskels steigt anfangs steil an, um sich dann mit einer geringen Neigung der der Reizstärke entsprechenden Zuckungshöhe zu nähern[2]). Die Steilheit der Kurve wird von der Reiz-

Abb. 104.

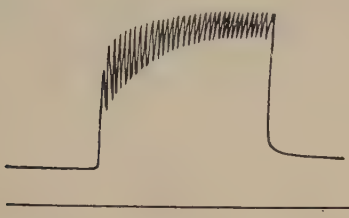
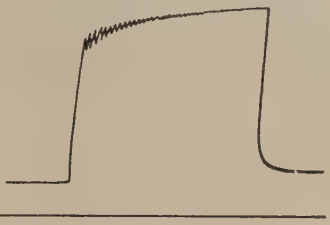


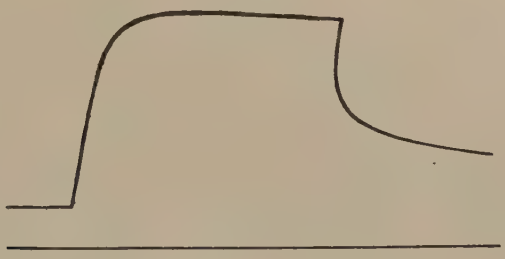
Abb. 105.



frequenz beeinflußt[3]). Aus dem eben Dargelegten versteht es sich von selbst, daß der Dauerverkürzung ein höherer Grad der Längenabnahme des Muskels zukommt, als der Wirkung des zu ihrer Hervorbringung angewandten Reizes, wenn er für sich allein zur Geltung kommt, entspricht. Vgl. hierzu Abb. 107, S. 290.

Wir haben bereits mehrfach hervorgehoben, daß die einzelnen Muskelarten (z. B. rote und weiße Muskelfasern, ferner glatte Muskeln) auf Reize verschieden antworten. Je rascher sich ein Muskel verkürzt,

Abb. 106.



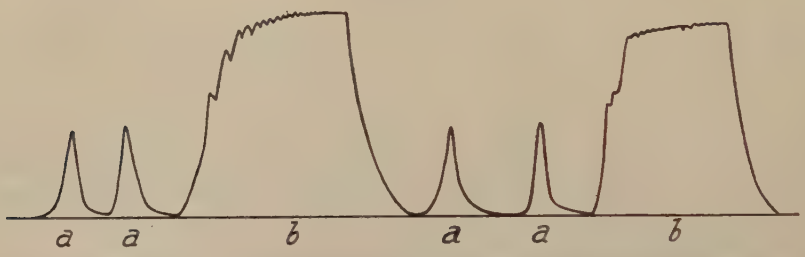
um so größer muß die Reizfrequenz zur Hervorbringung eines Tetanus sein[4]). So hat man z. B. gefunden, daß bei roten Muskeln des Kaninchens 10 und bei weißen 20—30 Reize in der Sekunde erforderlich sind, um eine Dauerkontraktion hervorzurufen. Bei glatter Muskulatur

[1]) Vgl. hierzu u. a. *S. Julius: Pflügers* Archiv. **162**. 521 (1915); hier finden sich weitere Literaturangaben. — [2]) *Chr. Bohr:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 233 (1882); Physiol. Zbl. **7**. 613 (1894). — [3]) *O. Kohnstamm:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 125 (1883); Physiol. Zbl. **7**. 615 (1894). — [4]) Vgl. hierzu u. a. *J. v. Kries:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 1 (1886). — *A. Rollett: Pflügers* Archiv. **71**. 209 (1898). — *E. J. Marey:* C. r. de l'acad. des sc. **67**. 1341 (1868). — *H. Landois:* Z. f. wissensch. Zool. **17**. 105 (1867).

genügen sogar 6 und unter Umständen noch weniger Einzelreize in der Sekunde[1]). Aus der gleichen Ursache bedarf der ermüdete Muskel, der sich auf Reize träge zusammenzieht, einer geringeren Anzahl von Reizen, um in Tetanus zu geraten, als der gleiche Muskel in nicht ermüdetem Zustand. Daß auch dann, wenn die glatte Kurve des Tetanus nichts von einer Diskontinuität der ihm zu grunde liegenden bzw. mit ihm verknüpften Vorgängen verrät, eine solche vorhanden ist, darüber haben wir uns schon S. 262 unterhalten und dort auch der Erregungszustände gedacht.

Für die Auffassung der bei der Summation der Zuckungen und insbesondere auch beim Tetanus in Erscheinung tretenden Zunahme der Verkürzung des Muskels gegenüber der Wirkung des für sich allein zur Geltung kommenden Einzelreizes ist die von uns schon S. 284 erwähnte Be-

Abb. 107.



a = Einzelzuckungen. *b* = Tetanus, hervorgerufen durch rasche Folge der gleichen Reize, welche die Einzelzuckungen hervorgebracht haben.

obachtung von größter Bedeutung, wonach bei künstlicher Unterstützung des Muskels ein einzelner Reiz denselben Erfolg haben kann, wie die rasche Folge von Reizen, d. h. wenn der Muskel erst dann belastet wird, wenn er sich bereits verkürzt hat, dann kann seine Verkürzung einen eben so hohen Grad erreichen, wie es beim Tetanus der Fall ist. Bei diesem findet in gewissem Sinne in seinem Innern eine Unterstützung statt[2]). Sie tritt an die Stelle der äußeren Unterstützung beim Überlastungsversuch. Man hat an die Möglichkeit gedacht, daß hierbei den trägen roten Muskelfasern eine besondere Rolle zufallen könnte. Es ist ferner die Frage aufgetaucht, ob die Annahme einer der Überlastung entsprechenden inneren Unterstützung ausreicht, um das Zustandekommen des Tetanus zu erklären[3]). Es ist nun beobachtet worden, daß ein Muskel, dessen Überlastung so weit gesteigert war, daß ein Einzelreiz keine Verkürzung mehr auslösen konnte, bei gleicher Länge eine solche aufwies, wenn ein Tetanus hervorgerufen wurde. Aus diesem Befunde ist geschlossen worden, daß zur Herbeiführung der Dauerkontraktion sich noch ein weiterer Faktor auswirken muß[4]). Eine

[1]) *P. Schultz:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 517 (1895); 307, 322 (1897); Suppl. 1 (1903). — [2]) Vgl. hierzu *M. v. Frey:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 195 (1887). — [3]) *G. R. Mines:* J. of physiol. **46**. 1 (1913). — [4]) Vgl. hierzu vor allem die Darlegung von *Wallace O. Fenn* im Handbuch der normalen und pathol. Physiologie (herausgegeben von *Bethe, Bergmann, Embden* und *Ellinger*). 8 (1). 184. J. Springer, Berlin 1925.

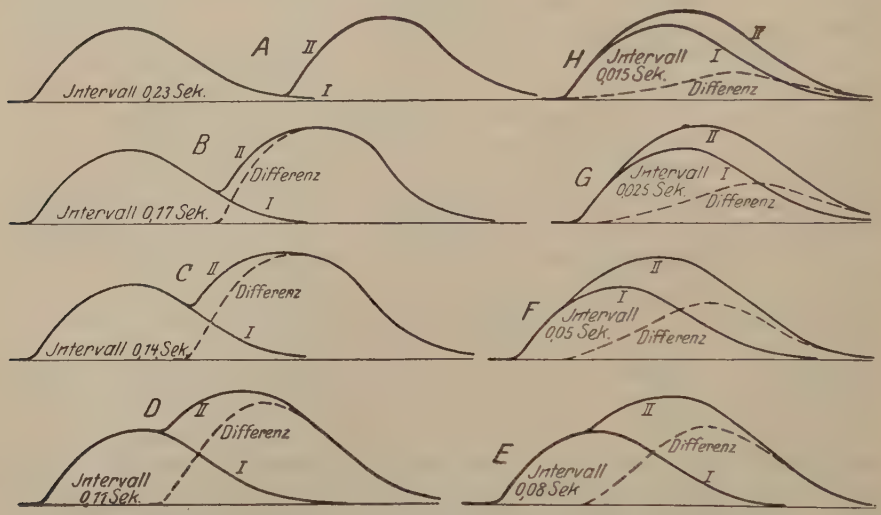
solche Annahme ist jedoch nicht unbedingt erforderlich. Äußere und innere Unterstützung brauchen durchaus nicht gleichwertig zu sein, d. h. es könnte die letztere einen Zustand der Muskelfaser bedingen, von dem aus noch eine weitere Verkürzung möglich ist, ohne daß ein neues Moment hinzutritt. Es liegt hier ein Problem von größter Bedeutung vor, das unbedingt der genaueren Analyse bedarf. Es gilt die Beziehung des ausgeübten Reizes zu jenem Vorgang aufzuklären, der das auslösende Moment für die Muskelkontraktion darstellt. Nehmen wir z. B. an, daß es durch eine bestimmte H-Ionenkonzentration gegeben sei, dann wäre die Frage zu entscheiden, ob bei der Unterstützung ein Reiz zu der gleichen Verschiebung der Reaktion führt, wie ohne diese, d. h. mit anderen Worten, wir möchten gerne erfahren, ob der äußere Reiz in eine bestimmte Beziehung zum Geschehen innerhalb der Zelle gebracht werden kann. Es sei in dieser Richtung auf das S. 151 über die Beeinflussung der Wirksamkeit des elektrischen Reizes durch Änderung des Widerstandes in den Geweben Mitgeteilte verwiesen. Wir erfuhren, daß ein und derselbe Reiz mit ganz verschiedener Intensität zur Wirkung gelangen kann. Ebenso ist es möglich, daß bei der Reizung des Muskelgewebes Unterschiede in den vorhandenen Widerständen eine bedeutsame Rolle spielen. An diese Möglichkeit wird man auch bei der Erscheinung der „Treppe" und bei der der Auslösung einer Erregung folgenden Periode einer erhöhten Erregbarkeit zu denken haben, d. h. wir müssen in jedem Einzelfall die Frage entscheiden, ob gleichwertige äußere Reize auch gleichwertig an jener Stelle im Gewebe eintreffen, von der aus der Erregungsvorgang zur Auslösung kommt. Erst dann, wenn das feststeht, kommt bei einer verschiedenen Auswirkung eines Reizes eine veränderte Ansprechbarkeit des in Frage stehenden Gebildes in Betracht[1]).

Betrachten wir nunmehr noch die Erscheinung der Summation und des Tetanus bei der isometrischen Muskelkontraktion. Der Erfolg eines zweiten Reizes, der den Muskel im Verlauf der Kontraktion trifft, ergibt sich aus Abb. 108[2]), S. 292. In ihr ist die Spannung dargestellt, die ein ausgeschnittener M. sartorius entwickelt, wenn er an der Verkürzung verhindert und in verschiedenen Intervallen von zwei aufeinander folgenden Stromstößen getroffen wird. In jeder einzelnen Kurvenwiedergabe bedeutet die Kurve *I* das Ergebnis der Wirkung des ersten Reizes. Es ist, da der Reiz in allen acht dargestellten Versuchen gleich stark war, das gleiche. In Kurve *II* ist die summierte Wirkung von Reiz 1 und 2 wiedergegeben. Subtrahiert man die Höhen der einzelnen Ordinaten der Kurve *I* von denjenigen der entsprechenden Ordinaten der Kurve *II*, dann erhalten wir den Spannungszuwachs, der durch den zweiten Reiz zustande kommt. Er ist in Gestalt der gestrichelten Kurve in die einzelnen Abbildungen eingetragen. Werden die Höhen dieser Kurven — Differenz genannt — als Ordinaten über den einzelnen Intervallen zwischen den beiden Reizen als Abszissen aufgetragen, dann

[1]) Vgl. hierzu *J. v. Kries* u. *M. Sewall:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 66 (1881). — *S. Levinsohn: Pflügers* Archiv. **133**. 267 (1910). — *Gildemeister: Pflügers* Archiv. **124**. 447 (1908). — *P. Broemser:* Z. f. Biol. **55**. 491 (1910/11). —
[2]) Entnommen: *W. Hartree* u. *A. V. Hill:* J. of physiol. **55**. 408 (1921).

ergibt sich, daß die auf diesem Wege gewonnene Kurve bei dem Intervall 0·14 Sekunden durch ein Maximum geht[1]). Wir treffen mit diesem Befunde auf eine Beobachtung, die einen besonderen Fall der Summation von Zuckungen darstellt. Wir haben S. 287 erwähnt, daß der zweite Reiz, wenn er den Muskel im Stadium der Verkürzung trifft, einen Erfolg zeitigt, der ungefähr jenem gleich ist, wenn er auf diesen im Ruhestadium eingewirkt hätte, d. h. es vollzieht sich eine entsprechende Verkürzung von dem bereits vorhandenen Verkürzungsgrad aus. Dadurch kommt die vermehrte Verkürzung zustande. Im günstigsten Fall — vgl. hierzu S. 288 — erreichen wir bei Anwendung von zwei Reizen eine ungefähr doppelt so hohe Zuckung. Es ist nun von größtem Interesse, daß sowohl bei isotonischer als auch isometrischer Kontraktion

Abb. 108.



Summation isometrischer Kontraktionen bei abnehmendem Zeitintervall.

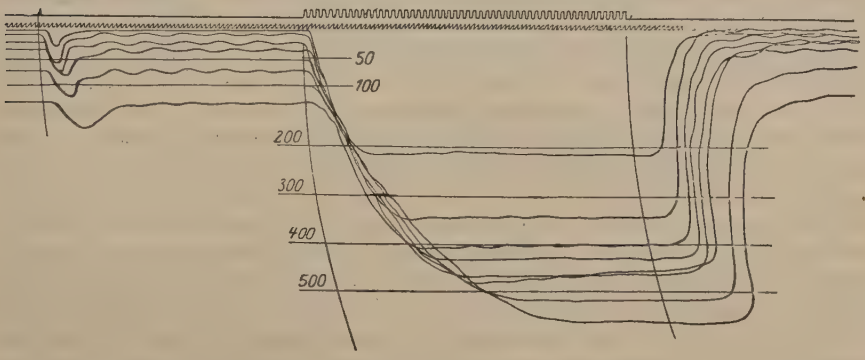
Muskelverkürzungen beobachtet worden sind, die größer ausfallen, als der Summation der Ordinaten der den beiden Reizen zugehörigen Einzellängen- bezw. -spannungskurven entspricht. Für die Erzielung der erwähnten Wirkung zweier Reize ist bei der isometrischen Kontraktion eine geringe Anfangsspannung und bei der isotonischen eine große Belastung erforderlich. Von großem Interesse ist, daß in jener Phase, die der über das gewöhnliche Maß hinausgehenden Spannungsentwicklung entspricht, auch die Wärmebildung entsprechend erhöht ist[2]), d. h. sie geht mit Energieentwicklung einher. Wenn ein Muskel, der auf einen Reiz hin bei isometrischer Kontraktion eine bestimmte

[1]) Vgl. zu dieser ganzen Darstellung *W. O. Fenn:* l. c. Zitat [4]), S. 290. — Ferner *H. Helmholtz:* Verhandl. der kgl. preuß. Akad. d. Wissensch. Berlin, 330 (1854). — *F. Schenck: Pflügers* Archiv. **96**. 399 (1903). — *D. Ackermann: Pflügers* Archiv. **117**. 329 (1907). — [2]) Vgl. hierzu *Hartree* und *Hill:* J. of physiol. **55**. 389 (1921). — Vgl. auch *F. Schenck* und *G. Bradt: Pflügers* Archiv. **55**. 143 (1894).

Spannung erreicht hat, von einem zweiten Reiz getroffen wird, dann muß zunächst der Verlust an Spannung, der dem Abklingen der Wirkung des ersten Reizes folgt, ersetzt werden. Erst dann kann der weitere Spannungsanstieg eintreten. Bei der isotonischen Muskelkontraktion liegen die Verhältnisse insofern anders, als beim Eintreffen des zweiten Reizes keine Arbeit erforderlich ist, um das Zurückfallen des Gewichtes bei Eintritt der der ersten Zuckung folgenden Erschlaffung zu verhindern[1]).

Betrachten wir nunmehr noch an Hand der Abb. 109[2]) das Verhalten der Spannung beim isometrischen Tetanus. Es sind die Ergebnisse von sechs Versuchen mit verschiedener Anfangsspannung (vergleiche die Zahlen in Abb. 109) dargestellt, und zwar zeigt jede

Abb. 109.



Spannungskurven des in situ belassenen, durchbluteten M. gastrocnemius des Frosches bei sechs verschiedenen Anfangsspannungen. Voraus geht eine Einzelzuckung, dann folgt eine Pause. Hieran schließt sich der Tetanus. Zeitmarke = 0·01 Sekunde.

der sechs Kurven das Ergebnis eines Einzelreizes (Einzelzuckung) und im Anschluß daran eines durch 52 Stromstöße hervorgerufenen Tetanus. Gereizt wurde der in situ belassene M. gastrocnemius eines Frosches. Man erkennt aus dem Verlauf der Kurven, daß die Anfangsspannung von großem Einfluß auf die ganze Entwicklung der Spannung während der isometrischen Muskelverkürzung ist. Je größer die Anfangsspannung ist, um so träger verläuft die Einzelzuckung, und um so langsamer entwickelt sich die Spannung im Tetanus, und um so länger hält sie sich nach Aufhören des Reizes (vgl. in Abb. 109 den dritten schräg-vertikalen Strich) auf der angenommenen Höhe. Die Entspannung ist um so größer, je größer die Anfangsspannung war. Es sei noch die Aufmerksamkeit auf die verzögerte Erschlaffung des im isometrischen Tetanus befindlichen Muskels gelenkt. Es hängt dieser Befund offenbar mit einer Anhäufung von Milchsäure zusammen. Es ergeben sich infolgedessen Bedingungen für eine Kontrakturentwicklung (vgl. hierzu S. 275).

---

[1]) Vgl. hierzu *W. O. Fenn:* l. c. Zitat [4]), S. 290. — [2]) Entnommen: *J. F. Fulton:* J. of physiol. **58**. Proceed. XXXVI (1924).

Eingefügt sei noch, daß die Verfolgung des Verhaltens der einzelnen Anteile des Muskels während der isometrischen Dauerkontraktion ergeben hat, daß der kuraresierte M. sartorius des Frosches die größte Kraftentfaltung in jenen Muskelteilen aufweist, die der makroskopischen Nerveneintrittsstelle benachbart sind. Gleichzeitig zeigen diese Anteile die geringste Dehnbarkeit, während am unerregten Muskel gerade sie die dehnbarsten sind[1]). Ist der Muskel nicht kuraresiert, dann geht die Verkürzungswelle, ganz gleichgültig, ob der zugehörige Nerv oder der Muskel direkt gereizt wird, offenbar von der Nerveneintrittstelle aus (vgl. hierzu S. 280).

Die glatte Muskulatur zeigt — wie wir bereits erwähnt haben — gleichfalls die Erscheinung der Summation der Zuckungen, wenn sie während des Kontraktionsvorganges von einem oder mehreren Reizen getroffen wird[2]). Sie kann ferner auch zur Dauerverkürzung gebracht werden. Stets fällt die summierte Zuckung höher als die Einzelzuckung aus. Der größte Erfolg wird dann erreicht, wenn der zweite Reiz eintrifft, bevor der Muskel vom ersten Reiz her seine größte Verkürzung erreicht hat, d. h. wenn die zweite Zuckungskurve sich vor dem Gipfelpunkt der ersten an sie ansetzt. Die Spannung bleibt beim durch direkte Reizung hervorgebrachten Tetanus nicht immer während der ganzen Dauer des Tetanus in gleicher Höhe, vielmehr sinkt sie[3]).

Wir haben bisher einer Erscheinung noch nicht gedacht, die in mannigfacher Beziehung großes Interesse bietet. Es ist dies der sog. idiomuskuläre Wulst[4]). Es handelt sich dabei um die Hervorrufung einer in der Regel lokal begrenzten Kontraktion des Muskels. Wird z. B. die Außenwand des in situ befindlichen Magens an einer Stelle mechanisch gereizt, z. B. dadurch, daß man über sie mittels einer Pinzette oder des Rückens eines Messers einen Strich zieht, dann wölbt sich die gereizte Stelle der Magenwand innerhalb weniger Sekunden vor[5]). Es entsteht ein schmaler Wall. Er sieht gelblich blaß aus und fühlt sich hart an. In der Folgezeit wird er höher und breiter. Nach einiger Zeit wird er flacher, um dann zu verschwinden. Der geschilderte Verlauf des Versuches ist nur dann zu beobachten, wenn er sofort nach Eröffnung der Bauchhöhle oder doch bald darnach ausgeführt wird. Ist einige Zeit vergangen und haben die Eingeweide und damit auch die Magenwand durch Abkühlung, Austrocknung u. s. w. gelitten, dann ist sowohl die Ausbildung des Wulstes als auch sein Verschwinden verlangsamt. Wird der Reiz nach dem Abklingen der erwähnten Erscheinung mehrfach wiederholt, dann wird der Erfolg schwächer, und schließlich bleibt er ganz aus. An Stelle des mechanischen Reizes kann auch der elektrische angewandt werden.

---

[1]) *Ernst Fischer: Pflügers* Archiv. **213**. 352 (1926). — [2]) *P. Schultz:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 1 (1903). — [3]) *P. Schultz:* l. c. — Vgl. auch *N. Mislawsky:* Z. f. allg. Physiol. **6**. 442 (1907). — *S. Hirayama:* Japan. j. of med. sc. **1**. 87 (1922). — [4]) *M. Schiff:* Moleschotts Unters. **1**. 84 (1856); Beiträge zur Physiol. **2**. 23 (1894). — *L. Auerbach:* Abhandl. d. schles. Gesellsch., Abteil. f. Natur. 1859, 1860; 291 (1861). — Vgl. auch *L. Hermann:* Handbuch der Physiologie. **1** (1). 45. F. C. Vogel, Leipzig 1879. — [5]) *U. Ebbecke:* Skand. Arch. f. Physiol. **43**. 138 (1923).

Auch Stoffe, wie Säuren, Chloroform, Ammoniak u. s. w. (vgl. hierzu S. 242ff.), können, lokal angewandt, an Ort und Stelle ihrer Einwirkung zu einer Wulstbildung, d. h. zu einer Kontraktur führen. Auch der quergestreifte Muskel kann auf einen lokalen Reiz mit einer mehr oder weniger vollkommen auf die gereizte Stelle begrenzten Kontraktion antworten. Beim roten Muskel gelingt der Versuch, ohne daß besondere Bedingungen einzuhalten sind. Bei dem auf Reize mit raschen Zuckungen reagierenden weißen Muskel dagegen läßt sich der idiomuskuläre Wulst im allgemeinen nur dann mit Sicherheit hervorrufen, wenn er gewissen Einwirkungen unterworfen wird, wie Abkühlung, Ermüdung. Ferner ist er dann leicht auslösbar, wenn Absterbevorgänge im Gange sind. Besonders interessant ist die folgende Beobachtung: Klopft man mittels eines Perkussionshammers kräftig auf eine über einer Rippe gelegene Stelle der Brust, dann bemerkt man zunächst eine blitzschnell verlaufende Zuckung[1]). Sie betrifft das getroffene Muskelbündel und umfaßt seine ganze Länge. Im Anschluß an diese Erscheinung tritt an der beklopften Stelle ein Wulst auf. Bevor er zur vollen Entwicklung kommt, laufen von seinen beiden Seiten aus zwei Wülste nach rechts und links. Sie sind kleiner und schmäler als der Hauptwulst. Der ganze Vorgang der Fortpflanzung der genannten Kontraktionswellen vollzieht sich innerhalb einer Sekunde. Der Hauptwulst kann sich etwas länger halten.

Die Erscheinung des idiomuskulären Wulstes hat an und für sich keine funktionelle Bedeutung. Sie tritt nur unter Bedingungen auf, die, insbesondere auch, was den Reiz anbetrifft, in unserem Organismus nicht vorhanden sind. Hat sie deshalb von diesem Gesichtspunkte aus wenig Interesse, so gewinnt sie stark an Bedeutung, wenn wir sie als eine weitere Möglichkeit zum Studium der mit der Muskelkontraktion verknüpften Vorgänge betrachten. Zunächst konnte gezeigt werden, daß der idiomuskuläre Wulst, solange er besteht, mit elektrischer Negativität verknüpft ist[2]). Es lassen sich auch Erregungsströme — in Gestalt von etwa 20—40 unregelmäßigen Oszillationen der Saite des Saitengalvanometers — nachweisen[3]). Es ergab sich nun die Frage, ob sich die Wulstbildung in Beziehung zu jenen Vorgängen bringen läßt, die wir in Vorlesung 9 als Kontrakturerscheinungen kennengelernt haben. Es ist das ohne Zweifel der Fall. Es spricht vieles dafür, daß wir bei der Hervorbringung des idiomuskulären Wulstes, wie auch bei der Auslösung von auf andere Weise hervorgebrachten, teilweisen und auch allgemeinen Kontrakturen eine direkte Erregung der Muskelfasern vor uns haben, die im allgemeinen lokal begrenzt bleibt und nicht zur Fortleitung kommt. Der Umstand, daß sich in einzelnen Fällen der entstehende Wulst fortpflanzt, ergibt weitere Möglichkeiten, mancherlei Beobachtungen anzustellen. Einmal kann man ohne besondere Instrumente mit bloßem Auge einer Erregungswelle folgen. Man sieht, wie eben noch erregte Teile in den Ruhezustand über-

---

[1]) *L. Auerbach:* Abhandl. d. schles. Gesellsch. d. Natur. 291 (1861). — *Chvostek:* Allg. Wiener med. Ztg. 26 (1883). — [2]) Vgl. dazu *Czermak:* Moleschotts Unters. **5**. 141 (1858). — *Kühne:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 614 (1859). — *Harleß:* Z. f. ration. Med. **3**. 14, 117 (1862). — *U. Ebbecke:* Skand. Arch. f. Physiol. **43**. 140 (1923). — [3]) *F. Verzár* u. *G. Kovács: Pflügers* Archiv. **207**. 204 (1925).

gehen, während benachbarte, zuvor ruhende sich nun im Erregungszustand befinden. Wir erkennen die doppelsinnige Fortleitung der Kontraktionswelle. Von besonderem Interesse ist, daß der idiomuskuläre Wulst sich refraktär verhält, d. h. er ist unerregbar und verhindert die Weiterleitung einer Erregung[1]). In diesem Zusammenhang sei einer Beobachtung am Ureter gedacht[2]). Wird an einer Stelle seines Verlaufes durch einen mechanischen Reiz eine Kontraktionswelle hervorgerufen, dann pflanzt sich diese mit gleichbleibender Kraft und Geschwindigkeit nach beiden Seiten hin fort. Wird jedoch eine solche Welle einer eben vorausgegangenen nachgeschickt, dann wird sie um so schwächer, je weiter sie läuft, und erlischt unter Umständen bald vollkommen. Es macht sich auch hier ohne jeden Zweifel die jeder Kontraktion folgende herabgesetzte Erregbarkeit und Leitfähigkeit geltend. Wir können somit an Versuchen der genannten Art einen großen Teil aller jener Erscheinungen, die unter Anwendung besonderer Versuchsanordnungen und Apparate — Saitengalvanometer u. s. w. — erschlossen worden sind, direkt beobachten. Es sei an das über die refraktäre Phase beim Nerven (S. 137) und beim Muskel (S. 258) Mitgeteilte erinnert. Es läßt sich ferner durch Auslösung von zwei und mehr sichtbaren Kontraktionswellen feststellen, wie sie sich verhalten, wenn sie aufeinandertreffen. Es zeigte sich, daß sie sich, ohne sich zu stören, überkreuzen können. In diesem Zusammenhange interessiert, daß das gleiche Verhalten bei Anwendung von untermaximalen Reizen festgestellt werden konnte, und zwar unter Verfolgung des Ausfalles der Zuckungshöhe und der Zuckungsdauer. Ausgesandt wurden die beiden Erregungen von beiden Enden des Muskels aus. Kommt der ausgeübte Doppelreiz als solcher zur Wirkung, dann muß sich das an der Summation der Zuckungen erweisen lassen. Bei Anwendung von maximalen Reizen fand eine Überkreuzung der beiden Erregungswellen nicht statt[3]).

[1]) *Biedermann:* Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch., Wien. **80**. (3) (1889). — *L. Hermann: Pflügers* Archiv. **45**. 593 (1889). — [2]) *Th. W. Engelmann: Pflügers* Archiv. **2**. 243, 258 (1869). — Vgl. auch Physiologie II, S. 466. — [3]) *G. M. Wishart: Pflügers* Archiv. **208**. 65 (1925). — *Ernst Fischer: Pflügers* Archiv. **208**. 79 (1925). — Vgl. auch *P. Hoffmann:* Z. f. Biol. **59**. 23 (1912). — *R. Dittler: Pflügers* Archiv. **201**. 157 (1913).

Vorlesung 12.

Die Funktionen der Muskulatur

(Fortsetzung).

Leistung von Arbeit. Absolute Muskelkraft. Auswirkungen des Erregungszustandes im Muskelgewebe. Stoffwechselvorgänge, die in Beziehung zur Muskeltätigkeit stehen. Laktazidogenab- und -aufbau. Die anaërobe und aërobe Phase des mit der Kontraktion verknüpften Geschehens im Muskelgewebe.

Überblicken wir das, was wir bis jetzt über das Verhalten der Muskelfasern gegenüber von Reizen kennengelernt haben, dann stoßen wir auf zahlreiche Befunde, denen wir auch bei der Ergründung der Funktionen der Nerven begegnet sind, ja wir können darüber hinaus annehmen, daß sie an jedem protoplasmatischen Gebilde erhoben werden können. Es sei auf den Vorgang der Erregung und seiner Weiterleitung verwiesen, ferner auf das Alles-oder-Nichts-Gesetz, die refraktäre Phase und die Periode der Übererregbarkeit, das Auftreten von Potentialunterschieden u. s. w. Weiterhin haben wir erfahren, daß bei der Muskelkontraktion zwei Vorgänge von der größten Bedeutung sind, nämlich einerseits die Veränderung der Länge des Muskels und andererseits diejenige seiner Spannung. Unter normalen Verhältnissen ändern sich, wenn Muskeln in Tätigkeit treten, in der Regel beide, nämlich Länge und Spannung. Bei der Schilderung des Verlaufes der Längen- und der Spannungskurve haben wir mehrerer Faktoren gedacht, die Einfluß auf ihn gewinnen können. Wir erwähnten die Bedeutung der Reizstärke, der Reizfrequenz, der Temperatur, der Ermüdung, der Belastung, der Anfangsspannung u. s. w., jedoch haben wir bisher noch nicht derjenigen Funktion der Muskulatur gedacht, die unser Interesse am meisten fesselt. Es ist dies die Leistung von Arbeit. Wir können ihr Studium von mannigfachen Gesichtspunkten aus in Angriff nehmen. Einmal können wir am ausgeschnittenen Muskel verfolgen, wie sich Verkürzung und auch Spannung bei verschiedener Belastung verhalten. Ferner liegt es nahe, den Stoffwechsel des ruhenden und des Arbeit leistenden Muskels zu vergleichen, um aus den auftretenden Unterschieden Rückschlüsse auf jenes Geschehen ziehen zu können, das für das Muskelgewebe eine Besonderheit darstellt. Wir können hierbei den ausgeschnittenen Muskel zum Ausgangspunkt nehmen oder aber z. B. durch die Untersuchung der Zusammensetzung des dem tätigen Muskel zuströmenden und von ihm abfließenden Blutes Einblick in die bei der Arbeitsleistung sich vollziehenden Stoffumsetzungen zu gewinnen versuchen. Dieses Problem ist uns nicht neu, haben wir uns

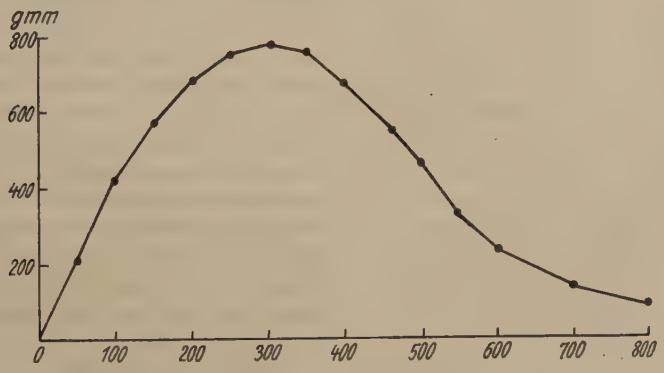
doch seinerzeit eingehend mit der Frage des Stoff- und Energiewechsels bei Ruhe und Arbeitsleistung befaßt. Wir erfuhren dabei, daß es möglich ist, auch dadurch Aufschluß über manche Punkte des der Arbeitsleistung zugrunde liegenden besonderen Geschehens zu erhalten, daß am gesamten Organismus der Gaswechsel[1]) und ferner der Energieumsatz[2]) verfolgt wird. Wir lernten kennen, daß den Kohlenhydraten als Energiematerial für die Muskelzellen eine ganz besondere Bedeutung zukommt. Es sei einerseits auf die Erörterungen der Regulationen des Kohlenhydratstoffwechsels hingewiesen[3]) und insbesondere die Erinnerung an die Beziehungen der Leber als Stapelplatz für Glykogen zum Kohlenhydratverbrauch der Muskulatur und andererseits an die Beobachtung, daß der respiratorische Quotient bei Muskelarbeit ansteigt und den Wert 1 erreichen kann, geweckt. Wir haben weiterhin von mehreren Gesichtspunkten aus den Anteil der Arbeitsleistung am gesamten Energieumsatz erörtert und dabei verglichen, in welchem Ausmaße das Mehr an Energieumsatz, das durch sie bedingt wird, für sie Verwendung findet, d. h. wir unterhielten uns über den Nutzeffekt der „Muskelmaschine". Wir legten unserer Betrachtung die Anschauung zugrunde, daß die in den Energiespendern — organische Nahrungsstoffe und insbesondere Kohlenhydrate — zur Verfügung stehende chemische Energie direkt in Arbeitsenergie übergeführt, d. h. der Umweg über eine weitere Energieform, z. B. Wärme, vermieden wird. Wir charakterisierten die Muskelmaschine als eine chemodynamische.

Um die feineren Zusammenhänge zwischen den mit dem Tätigkeitszustand des Muskels verknüpften Vorgängen des Stoffwechsels und dem übrigen Zellgeschehen und ferner die in Frage kommenden energetischen Prozesse vor allem auch quantitativ möglichst genau erfassen zu können, war es notwendig, zunächst zu Modellstudien am ausgeschnittenen Muskel überzugehen. Es galt unter Verzicht auf die natürlichen Verhältnisse alle in Frage kommenden Faktoren unter möglichst übersichtlichen Bedingungen festzustellen und an die gewonnenen Ergebnisse anknüpfend Rückschlüsse auf entsprechendes Geschehen in der in situ befindlichen Muskulatur zu ziehen. Wir wollen im folgenden Schritt für Schritt der vorliegenden, mehrere Jahrzehnte umfassenden Forschung folgen. Beginnen wir mit einer einfachen Fragestellung, nämlich der Frage nach dem Einfluß der Größe der Belastung auf die Muskelkontraktion. Wir können sie nicht ohne weiteres einheitlich beantworten. Es kommt ganz auf die Bedingungen an, unter denen der Muskel arbeitet. Vorausschicken wollen wir, daß der Abstand von der Ruhelänge des Muskels bis zur erreichten Verkürzung — in der Längenkurve der Abstand ihres Ausgangspunktes von ihrem Gipfelpunkte — Hubhöhe genannt worden ist. Kennen wir das gehobene Gewicht und die Hubhöhe, dann haben wir bereits Anhaltspunkte zur Berechnung der geleisteten Arbeit. Es wird dabei angenommen, daß das Gewicht in jener Höhe, zu der es gehoben worden ist, festgehalten wird. Würde der Muskel sich unter Mitnahme des Gewichtes wieder

[1]) Physiologische Chemie II, S. 507 ff. — [2]) Physiologische Chemie II, Vorlesung XXX—XXXIII. — [3]) Physiologische Chemie I, Vorlesung VII und Physiologie I, Vorlesung 7.

verlängern, dann würde keine äußere Arbeit geleistet sein. Zunächst läßt sich ganz allgemein zum Ausdruck bringen, daß die Hubhöhe mit steigender Belastung abnimmt[1]). Es müssen bei Versuchen, bei denen das zu hebende Gewicht geändert wird, selbstredend alle übrigen Bedingungen so weit als nur möglich unverändert bleiben. Es gilt dies insbesondere für die Reizstärke. Hierzu ist zu bemerken, daß bei Anwendung von schwachen Reizen und isotonischer Versuchsanordnung die Hubhöhe bei einem sehr kleinen Gewicht geringer ist als bei einem etwas größeren. Von größter Bedeutung ist, daß dann, wenn mit steigender Belastung die Hubhöhe abnimmt, keine Proportionalität zwischen beiden Größen vorhanden ist, vielmehr nehmen die Hubhöhen langsamer ab, als die Gewichte zunehmen. Daraus folgt, daß die Arbeitsleistung bis zu einer bestimmten Belastung zunimmt. In Abb. 110[2])

Abb. 110.



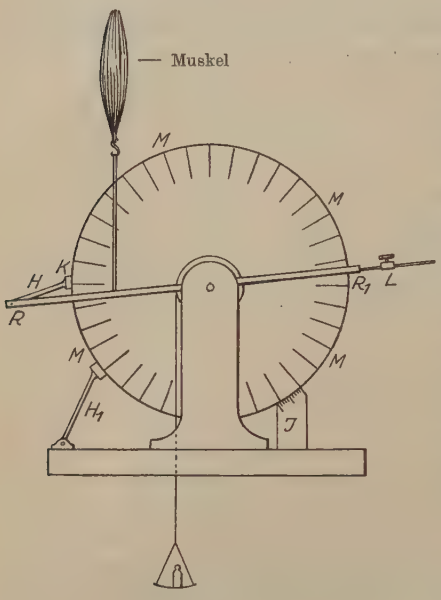
Arbeitsleistung eines M. gastrocnemius des Frosches bei steigenden Gewichten und Reizung durch maximale Öffnungsschläge.

ist ein solcher Versuch in Gestalt der errechneten Arbeitsleistung — Produkt aus Gewicht[3]) und Hubhöhe — für eine Reihe von steigenden Gewichten dargestellt. Man erkennt, daß bis zur Belastung mit 300 *g* die geleistete Arbeit fortwährend ansteigt. Bei weiterer Zunahme des zu hebenden Gewichtes und gleichbleibendem Reiz sinkt die Arbeitsleistung wieder. *A. Fick* hat einen Apparat konstruiert, der

[1]) *R. Heidenhain:* Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz bei der Muskeltätigkeit. 113. Leipzig 1864. — *M. v. Frey:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 195 (1887). — *C. G. Santesson:* Skand. Arch. f. Physiol. **1.** 3 (1889); **3.** 381 (1892): **4.** 46, 98, 135 (1893). — [2]) Vgl. hierzu *O. Wiener:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **27.** 255 (1890). — [3]) Es ist hierbei außer Betracht gelassen, daß der Muskel bei der Verkürzung nicht nur das ihm angehängte Gewicht zu heben hat, sondern auch sein eigenes. Es werden seine verschiedenen Schichten nicht gleich hoch gehoben. Das befestigte Ende bleibt an Ort und Stelle. Die Muskelmitte wird um die halbe Hubhöhe gehoben und das freie Ende um die ganze. Somit ist für die Arbeitsleistung das halbe Eigengewicht des Muskels in Rechnung zu setzen.

gestattet, das Ergebnis der Hubhöhen einer Reihe von Reizen aufzuspeichern. Vgl. dazu Abb. 111[1]). Es wird die drehbare Scheibe *MM* durch das sie umgreifende Rähmchen RR_1, an dessen linker Seite der Muskel angreift, bei jeder Verlängerung desselben mitgenommen, und zwar mittels der Klemmsperrung *H*, die mit dem Klötzchen *K* den Rand der Scheibe berührt. Dabei dreht sich diese bei jeder Muskelkontraktion um ein bestimmtes Stück im Sinne des Uhrzeigers und windet dabei die belastete Wagschale auf, und zwar mittels des sie haltenden, um die Welle der Scheibe geschlungenen Fadens. Die untere Klemmsperrung H_1 lehnt mit dem Klötzchen K_1 gegen die Scheibe *MM* und verhindert, daß diese sich beim Eintreten der Erschlaffung des Muskels zurückdreht, d. h. die geschilderte Einrichtung bewirkt, daß das Gewicht nach jeder Muskelkontraktion in der Höhe, um die es gehoben worden ist, festgehalten wird. Es leistet somit bei dieser Versuchsanordnung der Muskel äußere Arbeit. Wir können z. B. mittels rhythmisch sich wiederholender Reize unter Berücksichtigung der Zeit feststellen, um ein wie großes Stück ein bestimmtes Gewicht in einer bestimmten Zeit gehoben worden ist, und dann prüfen, ob ein stärkerer Reiz in der gleichen Zeit bei gleicher Reizfrequenz den gleichen Erfolg hat u. s. w.

Abb. 111.



Arbeitssammler nach *A. Fick.*

Wir sind bei der vorstehenden Betrachtung von der Voraussetzung ausgegangen, daß der eine Last hebende Muskel wohl seine Länge, nicht jedoch — wenigstens nicht wesentlich — seine Spannung ändert. Nun haben wir bereits mehrfach betont, daß wir es unter normalen Verhältnissen mit Muskelkontraktionen zu tun haben, bei denen sowohl Länge als auch Spannung eine Änderung erfahren. Wir haben ferner die Bedeutung der Spannungsverhältnisse für die Leistung des Muskels hervorgehoben[2]). Nach dieser Richtung mittels auxotonischer Versuchsanordnung (Kontraktion des Muskels gegen eine Feder) und ferner mit Überlastung (vgl. hierzu S. 284) unternommene Versuche[3]) haben, wie oben S. 299 ausgeführt, ergeben, daß die Arbeitsleistung des Muskels innerhalb gewisser Grenzen durch eine höhere Anfangsspannung und ferner durch eine Steigerung der

[1]) Entnommen: *A. Fick:* Untersuchungen aus dem physiol. Laboratorium der Züricher Hochschule. S. 5. Wien 1869. — [2]) Vgl. hierzu *A. Fick:* Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskeltätigkeit. F. A. Brockhaus, Leipzig 1882. — [3]) Vgl. hierzu *Santesson:* Skand. Arch. f. Physiol. **1**. 45 (1889); **4**. 46 (1893).

Spannung während der Muskelkontraktion gesteigert werden kann. Der Muskel erreicht bei gleichbleibender Länge das Maximum seiner Spannung viel früher als bei gleichbleibender Spannung dasjenige seiner Verkürzung. Der Umstand, daß ein und derselbe Reiz je nach den vorhandenen Bedingungen (vor allem verschiedenen Spannungsverhältnissen) zur Leistung verschieden großer Arbeit führen kann, zeigt, daß sich der Muskel den an ihn gestellten Anforderungen innerhalb gewisser Grenzen anpassen kann. Eine besonders günstige Ausnutzung der Muskelkraft findet dann statt, wenn die am Muskel angebrachte Last während seiner Kontraktion in dem Ausmaße verringert wird, in dem diese abnimmt[1]). Es kann dabei das theoretische Maximum an Arbeit jedoch nur dann erreicht werden, wenn der Muskel sich so langsam verkürzt, daß es bei jeder Länge zur Entwicklung der maximalen Spannung kommen kann.. Ferner muß das Maximum der Verkürzung erreicht werden. Gleichzeitig muß vermieden werden, daß sich Ermüdungserscheinungen geltend machen[2]). Es kann bei einer entsprechenden Versuchsanordnung die Gesamtarbeit doppelt so groß sein, als diejenige, die dann geleistet wird, wenn der Muskel das Gewicht dauernd zu tragen hat. In unserem Organismus arbeiten insbesondere Extremitätenmuskeln unter Bedingungen, die dem erwähnten „Entlastungsverfahren" entsprechen. Die Spannungsentwicklung wird gefördert, wenn sich der Verkürzung des Muskels Widerstände entgegenstellen. Im Tetanus ist, wie sich aus den S. 289 gegebenen Darlegungen ohne weiteres ergibt, die geleistete Arbeit größer, als wenn der oft wiederholte Reiz als Einzelreiz zur Wirkung kommt. Es macht sich die größere Hubhöhe der Dauerkontraktion geltend. Hat der Muskel im Tetanus seine höchste Verkürzung erreicht, dann ist, während diese innegehalten wird, die äußere Arbeit gleich Null. Die ganze zu seiner Aufrechterhaltung erforderliche Energie tritt in Form von Wärme in Erscheinung.

Die Hubhöhe ist außer von den bereits erwähnten Momenten noch von der Länge der Muskelfasern abhängig[3]). Je länger der Muskel ist, um so größer fällt sie aus. Dagegen ist die Kraft des Muskels von dem Querschnitt aller seiner Fasern abhängig, und zwar ist sie diesem proportional. Um Mißverständnissen vorzubeugen, sei ausdrücklich betont, daß nicht der Querschnitt des Muskels als solcher in Betracht kommt — eine Ausnahme bilden Muskeln mit längsverlaufenden, parallelen Muskelfasern —, vielmehr ist, wie erwähnt, der Querschnitt jeder einzelnen Muskelfaser in Rechnung zu setzen[4]). Betrachten wir einen gefiederten Muskel, dann erkennen wir leicht, wieviel größer der Gesamtquerschnitt aller einzelnen Muskelfasern als derjenige des Muskels selbst ist. Man

---

[1]) Vgl. hierzu *A. Fick:* Mechanische Arbeit u. s. w. Leipzig 1882. — *A. V. Hill:* J. of physiol. **53**. Proceed. 88 (1920). — *O. Meyerhof: Pflügers* Archiv. **191**. 128 (1921). — [2]) Vgl. über die Bestimmung der Maximalarbeit der menschlichen Armmuskulatur *A. V. Hill:* J. of physiol. **56**. 19 (1922); **57**. 349 (1923). — *T. E. Hansen* u. *J. Lindhard:* J. of physiol. **57**. 287 (1923); **58**. 314 (1924). — *A. V. Hill, Lupton* u. *Long:* J. of physiol. **58**. 334 (1924). — [3]) *Borelli:* De motu animalium. **1**. 135. Propos. 121 ff. Hagae Comitum. 1743. — [4]) Vgl. hierzu auch *J. Jansen:* J. of anat. and physiol. **47**. 319 (1912/13).

hat von einer absoluten Muskelkraft gesprochen[1]). Sie wird als der bei maximaler Erregung und günstigster Anfangslage erreichbare maximale Spannungszuwachs, bezogen auf die Einheit des Muskelquerschnitts, definiert[2]). Hierzu ist zu bemerken, daß die absolute Muskelkraft keine für den einzelnen Muskel gegebene Größe darstellt. Es spielt zunächst der ganze Zustand des Muskels eine wichtige Rolle. Im allgemeinen wird man die absolute Muskelkraft an frischen, d. h. nicht ermüdeten Muskeln feststellen. Die Erfahrung zeigt, daß auch dann bei größtmöglicher Innervation und günstigster Ausgangslänge des Muskels nicht immer die gleiche Muskelkraft aufgebracht werden kann. Es kann ferner ein Muskel durch Übung zu einer größeren Kraft gelangen. Es kommt dabei nicht zu einer Vermehrung der Anzahl der Muskelfasern, wohl aber zu einer Verdickung derselben. Die Angaben über die absolute Muskelkraft einzelner Muskeln, die in der Literatur niedergelegt sind, entbehren zumeist einer aus naheliegenden Gründen auch nur annähernden Genauigkeit. Bei ausgeschnittenen Muskeln ist als Maßstab vielfach jenes Gewicht genommen worden, das bei maximaler Reizung vom Muskel zwar nicht mehr gehoben werden kann, ihn jedoch auch nicht verlängert. Es lassen sich jedoch die auf diese Weise gewonnenen Werte nicht auf die normalen Verhältnisse übertragen, weil der einzelne Muskel in situ eine andere Ausgangslänge besitzt, als der von seinen Ansatzstellen abgetrennte[3]). Wir haben dieses Umstandes schon S. 287 gedacht und darauf hingewiesen, daß der im Organismus befindliche Muskel nicht über seine ganzen Leistungsmöglichkeiten verfügen kann, eben weil er seine Länge nur innerhalb bestimmter Grenzen zu verändern imstande ist. Auf Grund der eben gegebenen Definition ist die absolute Muskelkraft für den M. gastrocnemius des Frosches im Mittel zu 1·83 *kg* festgestellt worden. Die Werte, die für den genannten Muskel bei verschiedenen Individuen gefunden worden sind, weichen sehr stark voneinander ab (0·9—2·1 *kg*). Für den M. biceps und brachialis des Menschen ist die absolute Muskelkraft im Durchschnitt zu 11 *kg* bestimmt worden.

Bestimmt man die maximale Last, die ein Muskel zu heben vermag, indem man diese bei verschiedenen Graden der Verkürzung auf ihn einwirken läßt, dann erkennt man, daß bei beginnender Kontraktion die größte Leistung zu verzeichnen ist[4]). Bei fortschreitender Verkürzung wird die Last, die eben noch gehoben werden kann, immer kleiner. Dieser Befund steht scheinbar in Widerspruch mit Beobachtungen, die wir alltäglich an uns selber machen. Wir heben z. B. eine Last, die wir auf der Hand tragen, durch Beugung

[1]) *E. Weber* in *Wagners* Handwörterbuch der Physiol. **3** (2). 100. Braunschweig 1864. — [2]) Vgl. *O. Beck: Pflügers* Archiv. **193**. 495 (1921/22). — Vgl. auch *F. Franke: Pflügers* Archiv. **184**. 300 (1920). — Vgl. ferner *J. H. O. Reys: Pflügers* Archiv. **160**. 195 (1915). — [3]) Vgl. über die Momente, die für die Kontraktionsfähigkeit der einzelnen Muskeln und von Anteilen von solchen maßgebend sind: *J. Beritoff* u. *D. Jaschwili: Pflügers* Archiv. **205**. 463, 475 (1924). — *M. Zachakaia:* Ebenda. **209**. 753 (1925). — *J. Beritoff:* Ebenda. **209**. 763 (1925); **213**. 206 (1926). — [4]) *Theod. Schwann: Müllers* Handb. d. Physiol. **2**. 59 (1840). — Vgl. auch *L. Hermann: Pflügers* Archiv. **4**. 195 (1871).

des Armes im Ellbogengelenk. Wir haben nicht den Eindruck, als würde das Heben der Last mit der Zunahme der Kontraktion des M. biceps infolge Abnahme der Muskelkraft immer mühsamer. Es unterliegt jedoch keinem Zweifel, daß auch beim erwähnten Beispiel die Muskelkraft mit dem Fortschreiten der Verkürzung des Muskels abnimmt. Daß dieser Umstand nicht in Erscheinung tritt, liegt daran, daß sich die wirksame Kraftkomponente mit der Zunahme der Beugung im genannten Gelenk mehr und mehr vergrößert, d. h. es findet ein Ausgleich statt.

Wir haben bis jetzt von ganz allgemeinen Gesichtspunkten aus von der Muskelarbeit gesprochen. Es reihen sich an ihre Feststellung unter verschiedenartigen Bedingungen zahlreiche Fragestellungen an. Wir wollen an dieser Stelle ganz davon absehen, auf jenen Komplex von Problemen einzugehen, die sich mit der Arbeitsleistung bestimmter Muskelgruppen bei der Ausführung einer bestimmten Tätigkeit, wie z. B. Heben eines Gewichtes, befassen. Es liegen die Verhältnisse in jedem Einzelfalle sehr verwickelt. Es muß die Natur und die Größe der geleisteten äußeren Arbeit festgestellt werden. Ferner müssen wir wissen, welche Muskeln an ihr teilgenommen haben. Wir müssen ihre Drehmomente in bezug auf die von ihnen bewegten Gelenke, die Trägheitskräfte, die Widerstände u. s. w. kennen, kurz und gut eine große Reihe von Faktoren, die wir zum Teil nur in annähernden Werten in Rechnung setzen können, berücksichtigen. Man hat zur Vereinfachung der an sich so vielgestaltigen Bedingungen, unter denen sich Arbeitsleistungen vollziehen, besondere Apparate konstruiert, die so eingerichtet sind, daß nur bestimmte Muskeln bei solchen, und zwar im wesentlichen auf Verkürzung oder Spannung beansprucht werden. Wir kommen auf eine solche Vorrichtung in der nächsten Vorlesung zurück.

In besonders hohem Grade hat von jeher die Frage nach den der Muskelkontraktion zu grunde liegenden energetischen Vorgängen allgemeines Interesse geweckt. Frühzeitig[1]) wurde zunächst unter Anwendung ganz primitiver Mittel erkannt, daß die Temperatur des mittels Reizen zur Verkürzung gebrachten Muskelgewebes ansteigt. So wurde z. B. ein Luftthermometer in die Oberschenkelmuskulatur eines eben getöteten Tieres versenkt[2]). Es zeigte Wärmebildung an, als die erwähnte Muskelmasse zur Kontraktion gebracht wurde. Gegen die Deutung, daß die festgestellte Wärmeentwicklung auf den Kontraktionsvorgang als solchen zurückzuführen sei, wurden Bedenken erhoben. Es wird bei ihm die Thermometerkugel von dem Muskelgewebe enger umhüllt als im Zustand der Erschlaffung. Damit könnte die festgestellte Temperaturerhöhung zusammenhängen. Eine exakte Erforschung der Beziehung zwischen Muskelkontraktion und Wärmebildung beginnt mit der Anwendung der thermoelektrischen Methode[3]). Von diesem

[1]) Vgl. z. B. *Haller:* Elementa physiologiae. II. 260. Lausanne 1760. — *Réaumur:* Mémoires pour servir à l'histoire des insectes. 5 (2). 362. Amsterdam 1741. — Vgl. weitere Literatur bei *Heidenhain:* Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz bei Muskeltätigkeit. Leipzig 1864. — *L. Hermann* im Handbuch der Physiologie. 1 (1). 158 ff. F. C. W. Vogel, Leipzig 1879. —
[2]) *Bunzen:* Beitrag zu einer künftigen Physiologie. 114. Kopenhagen 1805. —
[3]) Vgl. *Becquerel* u. *Breschet:* Ann. des sciences nat. zoolog. 3 (2). 257 (1835).

Zeitpunkt an setzte die exakte Forschung auf dem Gebiete der energetischen Vorgänge in ihren Beziehungen zum Tätigkeitszustand des Muskels — und übrigens auch anderer Gewebe, z. B. des Nerven (vgl. hierzu S. 124) — ein. Ihre Entwicklung bis zum heutigen Tage entrollt uns ein besonders fesselndes Bild des unentwegten Ringens des Forschergeistes mit den so außerordentlich großen Schwierigkeiten, die der Aufklärung des gesamten stofflichen und energetischen Geschehens mit allen seinen Folgeerscheinungen entgegenstehen. Wir verfolgen mit größtem Interesse, wie auf der einen Seite die einzelnen Probleme immer mehr eingeengt und zunächst für sich abgetrennt von all den anderen Fragestellungen unter einer immer besseren Ausgestaltung der Versuchsanordnung und einer von Fehlerquellen mehr und mehr befreiten Apparatur behandelt werden. Auf der anderen Seite bemerken wir, wie zugleich der gesamte Fragenkomplex sich immer mehr erweitert. Es gilt die Wechselbeziehungen zwischen stofflichem Geschehen, seien es nun Stoffwechselvorgänge oder Prozesse, die sich im physikalisch-chemischen System, das der Inhalt der Muskelzelle darstellt, abspielen — Umstellung von Wechselbeziehungen, insbesondere zwischen im kolloiden Zustand vorhandenen Teilchen und anderen Zellinhaltsstoffen, und vor allem von Ionen bestimmter Art —, und energetischen Vorgängen immer enger zu knüpfen. Wenn wir auch noch weit davon entfernt sind, ein lückenloses Bild aller jener Vorgänge entwerfen zu können, die sich im Muskelgewebe beim Übergang vom Zustand der Ruhe in den erregten vollziehen, und ferner den Kontraktionsvorgang in Gang bringen und ihn unterhalten, so sind wir doch in der Lage, über manche Teilvorgänge des gesamten Geschehens recht genaue Auskunft geben zu können. Wir verdanken dies namentlich den Forschungen von *A. V. Hill*[1]), *O. Meyerhof*[2]) und *G. Embden*[3]). Wir haben der Ergebnisse ihrer grundlegenden Studien bereits wiederholt gedacht.

Wir wollen an Hand der vorliegenden Feststellungen den Versuch unternehmen, ohne uns in allzu viele Einzelheiten und in die Erörterung von noch ungenügend gestützten Möglichkeiten einzulassen, ein Bild jener Vorgänge zu entwerfen, die dem tätigen Muskelgewebe seine besondere Note geben. Beginnen wir mit jenem Geschehen, das den erregten Zustand kennzeichnet, und versuchen wir dann, von diesem ausgehend, die Frage zu beantworten, was für ein besonderer Vorgang die Kontraktion des Muskels zur Auslösung bringt. Wir wollen

— *Helmholtz:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 144 (1848). — Vgl. weiterhin *A. Fick:* Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung. 1882. — *M. Blix:* Skand. Arch. f. Physiol. **12**. 52 (1901). — *O. Frank:* Ergebnisse der Physiologie (herausgegeben von *Asher* u. *Spiro*). **3** (2). 349 (1904). — *K. Bürker: Pflügers* Archiv. **80**. 533 (1900); **81**. 399 (1900); **88**. 107 (1901); **109**. 217 (1905); **116**. 1 (1907); im Handbuch der physiologischen Methodik (herausgegeben von *Robert Tigerstedt*). **2** (3). 1. S. Hirzel, Leipzig 1908. Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben. — [1]) Vgl. *A. V. Hill:* Ergebnisse der Physiologie (herausgegeben von *Asher* u. *Spiro*). **22**. 300 (1923). — [2]) *Otto Meyerhof:* Ergebnisse der Physiologie (herausgegeben von *Asher* u. *Spiro*). **22**. 328 (1923); ferner Handbuch der normalen u. pathol. Physiologie (herausgegeben von *Bethe, Bergmann, Embden* u. *Ellinger*). **8** (1). 476 (1925). Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben. — [3]) *Gustav Embden* im Handbuch der normalen u. pathol. Physiol. (herausgegeben von *Bethe, Bergmann, Embden* u. *Ellinger*). **8** (1). 369 (1925). Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben.

dann anschließend daran berichten, was wir über das stoffliche und energetische Geschehen während des Kontraktionsvorganges wissen und endlich der Frage nachgehen, was geschieht, wenn der Muskel vom tätigen in den ruhenden Zustand übergeht. Wir haben schon S. 276 erfahren, daß es eine Erholung ermüdeter Muskeln gibt. Wir vermochten seinerzeit auf Grund dessen, was wir bis jetzt von den „intimeren" Vorgängen in den Muskelzellen während der verschiedenen Phasen ihres Zustandes kennengelernt haben, keine genaueren Angaben darüber zu machen, was wir uns unter Ermüdung und Erholung für besondere Geschehnisse vorzustellen haben. Wir werden nunmehr, nachdem wir tiefer in das Wesen der dem Kontraktionsvorgang zugrunde liegenden Prozesse eingedrungen sind, manche ganz allgemein gehaltene Bemerkung schärfer fassen können.

Wir knüpfen am besten an jene Befunde an, die wir aus Anlaß der Besprechung der dem erregten Zustande des Nerven eigenen Erscheinungen kennengelernt haben. Wir erfuhren, daß der Überführung des unerregten in den erregten Zustand eine Verschiebung der Konzentration bestimmter Ionen unter gleichzeitiger Änderung der Durchlässigkeit von Zellgrenzschichten für solche zugrunde liegt. Es ist naheliegend, auch beim Muskelgewebe an entsprechende Vorgänge zu denken[1]). Es konnte in der Tat nachgewiesen werden, daß der im Zustand der Erregung befindliche Muskel Erscheinungen einer größeren Durchlässigkeit aufweist. Wird ein Froschmuskel von einem konstanten elektrischen Strom durchströmt, oder werden unterschwellige Stromstöße angewandt, wobei in beiden Fällen jede sichtbare Kontraktion ausbleibt, dann bemerkt man eine vermehrte Abgabe von Phosphorsäure[2]). Sie wurde zuerst bei der Reizung von Muskeln mit unterschwelligen Reizen beobachtet[3]) (vgl. auch S. 193). Gewiß ist diese Erscheinung nur ein Teilvorgang in der ganzen Kette von Umstellungen physikalisch-chemischer Art, die den ganzen Kontraktionsvorgang vorbereiten und einleiten. Er weist auf Veränderungen im Zustand kolloider Teilchen hin[4]). An und für sich brauchte allerdings die im Zustand der Erregung und auch der Tätigkeit auftretende vermehrte Abgabe von Phosphorsäure, die übrigens der absoluten Menge nach sehr gering ist, nicht durch eine Änderung der Durchlässigkeit von Muskelfaser-Grenzschichten — in Frage kommen offenbar diejenigen des Sarkoplasmas[5]) — bedingt zu sein. Es könnte sein, daß eine vermehrte Bildung von Phosphorsäure die Ursache der zunehmenden Ausscheidung von solcher ist, d. h. es könnte das entstehende Konzentrationsgefälle allein schon eine vermehrte Diffusion der genannten Säure bewirken. Es konnte jedoch auf anderem Wege — z. B. an Hand des Nachweises einer größeren Durchlässigkeit für Kaliumionen[6]) — nachgewiesen werden, daß in der Tat

[1]) Vgl. hierzu *R. Dittler:* Z. f. Biol. **83.** 29 (1925). — [2]) *Herm. Weiss: Pflügers* Archiv. **194.** 152 (1922); **196.** 393 (1922). — *M. Altmann:* Z. f. physiol. Chemie. **151.** 203 (1926). — [3]) Vgl. hierzu *G. Embden* u. *E. Adler:* Z. f. physiol. Chemie. **118.** 1 (1922). — *G. Embden* u. *H. Lange:* Klin. Wochenschr. **3.** 129 (1924). — [4]) In diesem Zusammenhang sei auf die Abspaltung von Phosphorsäure bei der Belichtung der Netzhaut hingewiesen. Vgl. Physiologie III, 5. 143. — [5]) Vgl. hierzu *G. Embden* u. *H. Lawaczeck:* Z. f. physiol. Chemie. **125.** 109 (1923). — Vgl. auch *Hans Behrendt:* Z. f. physiol. Chemie. **118.** 123. (1922). — [6]) Vgl. *H. Vogel:* Z. f. physiol. Chemie. **118.** 50 (1921). — Vgl. auch *Mitchel, Wilson* u. *Stanton:* J. of

mit dem Beginn der Auswirkung eines Reizes Permeabilitätsänderungen einsetzen. Ob die diese bedingenden Veränderungen des Quellungszustandes kolloider Teilchen in Beziehung zur Bildung von Milchsäure stehen, bedarf noch weiterer Untersuchungen. Wäre das der Fall, dann hätten wir eine erste Funktion der genannten Säure vor uns, durch die nun die ganze Kette jener Vorgänge ins Abrollen kommt, die in der Ausbildung der Muskelverkürzung gipfeln.

Wir wollen hier gleich anfügen, daß dann, wenn der Muskel bei der Reizung nur wenig ermüdet wird, die gesteigerte Phosphorsäureabgabe rasch wieder zurückgeht. Wenn dagegen die Ermüdung größeren Umfang angenommen hat, dann ist einmal die Menge der ausgeschiedenen Phosphorsäure groß, und zwar um so größer, je größer der Grad der Ermüdung ist[1]); ferner erfolgt die Zurückführung zu den im Ruhestand herrschenden Verhältnissen nicht so rasch, wie beim Ausbleiben von Ermüdungserscheinungen. Von diesen Gesichtspunkten aus können wir uns vorstellen, daß der Ermüdung tiefer gehende Zustandsänderungen von kolloiden Teilchen der Muskelfaser-Grenzschichten zugrunde liegen. Während dann, wenn die Ermüdung ausbleibt oder nur geringfügig ist, die zur Erhöhung der Durchlässigkeit führenden Umstellungen sich in der Erholungszeit rasch ausgleichen, weil die Ursache ihres Eintretens schnell beseitigt wird, ist die Reversibilität des ganzen Vorganges bei jener aus mehreren Gründen erschwert. Einmal ist die Zustandsänderung als solche eine weitergehendere, und dann dauert es längere Zeit, bis jene Bedingungen, die zu ihr geführt haben, beseitigt sind. Dazu kommt dann auch noch der größere Verlust an Phosphorsäure. Es ist weiterhin beobachtet worden, daß bei eintretender Totenstarre und beim Absterben des Muskelgewebes eine sehr starke Zunahme der Phosphorsäureausscheidung einsetzt. Bringt man ferner einen Muskel in isotonische Rohrzuckerlösung, dann beobachtet man, daß seine Erregbarkeit mehr und mehr absinkt (vgl. hierzu S. 173). Auch hierbei beobachtet man einen starken Anstieg der Phosphorsäureabgabe. Wird ein solcher Muskel rechtzeitig in *Ringer*-Lösung gebracht, dann stellt sich die Erregbarkeit wieder her. Zugleich kehrt die Abgabe der genannten Säure in jene Größenordnung zurück, wie sie dem ruhenden Muskelgewebe eigen ist[2]).

Bemerkenswert ist, daß Permeabilitätssteigerung bzw. Zustandsänderungen kolloider Teilchen im Sinne einer Quellung und Sauerstoffverbrauch des Muskelgewebes parallel gehen[3]). Verfolgt man das Verhalten eines

---

general physiol. **4**. 141 (1920). — Vgl. über Chlorabgabe *G. Embden* u. *H. Lange:* Z. f. physiol. Chemie. **130**. 350 (1923). — [1]) Vgl. u. a. auch *G. Embden* u. *H. Hentschel:* Z. f. physiol. Chemie. **151**. 167 (1926). — *D. P. Cuthbertson:* Biochem. j. **19**. 896 (1925). — [2]) Die Prüfung der Durchlässigkeit von Muskelgewebe unter verschiedenen Bedingungen ist Gegenstand zahlreicher Forschungen gewesen. Es ergab sich der wichtige Befund, daß man nicht für die verschiedensten Gewebsarten allgemein gültige Regeln aufstellen kann, vielmehr spielt ihre Art, ihr Zustand u. s. w. eine bedeutsame Rolle. Vgl. u. a. *G. Embden* u. *Adler:* Z. f. physiol. Chemie. **118**. 1 (1922). — *Emil Abderhalden* u. *Ernst Gellhorn: Pflügers* Archiv. **196**. 584 (1922). — *H. Vogel:* Z. f. physiol. Chemie. **118**. 50. (1922). — *Ernst Gellhorn: Pflügers* Archiv. **215**. 248 (1926). — [3]) Vgl. hierzu

ausgeschnittenen, frischen Muskels, dann bemerkt man, daß er unmittelbar nach seiner Isolierung eine erhöhte Phosphorsäureausscheidung und zugleich einen erhöhten Sauerstoffverbrauch aufweist. Bald sinken beide stark ab. Es hält sich nun die Erregbarkeit des Muskelgewebes einige Zeit auf gleicher Höhe. Darnach sinkt sie mehr und mehr ab. Zugleich bemerkt man eine Zunahme der Abgabe von Phosphorsäure und ein Ansteigen des Sauerstoffverbrauchs. Kurz vor dem Absterben des Muskels schnellen beide Vorgänge stark in die Höhe, um dann endgültig abzufallen.

In diesem Zusammenhang sei auf die frühzeitig erkannte vermehrte Phosphorsäureausscheidung bei Muskelarbeit hingewiesen[1]). Sie macht darauf aufmerksam, daß bei der Muskeltätigkeit sich bildende Phosphorsäure zum Teil dem Blut übergeben wird. Wir werden später erfahren, daß ein anderer Teil zum Aufbau jener Verbindung Verwendung findet, der sie entstammt.

Die oben geschilderten Beobachtungen über Beeinflussung der Durchlässigkeit von Zellgrenzschichten machen uns mit der Vorstellung vertraut, daß der augenblickliche Zustand der Zellinhaltsstoffe maßgebend für den Funktionszustand des Muskelgewebes ist. Wir halten uns gerne an den Zustand der kolloiden Teilchen, weil wir diesen in seiner Abhängigkeit von bestimmten Bedingungen kennen. Wir dürfen jedoch darüber nicht vergessen, daß ebenso wesentlich alle jene Umstellungen sind, die sich z. B. im Anschluß an den verschiedenen Quellungsgrad jener Teilchen innerhalb anderer „Systeme" entwickeln. Die Wasseraufnahme bzw. -abgabe bedeutet an und für sich eine tiefgehende Beeinflussung des gesamten Inhaltes des Dispersionsmittels der kolloiden Teilchen. Es bilden sich Konzentrationsunterschiede heraus, die sich rasch dadurch vergrößern, daß sich mit der Änderung des Quellungszustandes für die Diffusion von Ionen besondere Bedingungen herausbilden. Wir haben oft genug betont, daß wir den gesamten Zellinhalt als ein bestimmtes physikalisch-chemisches System aufzufassen haben. Es ist nicht starr, vielmehr ist es reversibel veränderlich. Keine Veränderung innerhalb des ganzen Systems bleibt für sich isoliert, vielmehr wirkt sie sich in seiner Gesamtheit aus.

Gehen wir nun einen Schritt weiter und prüfen wir, ob wir bestimmte Stoffwechselvorgänge in Beziehung zum Kontraktionsvorgang bringen können, und zwar in dem Sinne, daß dieser durch solche bestimmter Art in die Wege geleitet und unterhalten wird. Ferner ergibt sich die schon oben erwähnte Frage, in welcher Art und Weise das energetische Geschehen bei der Muskeltätigkeit bestritten wird. Wir können diesen Komplex von Fragestellungen von verschiedenen Gesichtspunkten aus angehen. Wir können uns z. B. die Frage nach den Inhaltsstoffen der Muskelfaser vorlegen und vor allem festzustellen suchen, welche Bestandteile ihr eigen sind. Wir haben schon früher mehrere Verbindungen kennen-

---

H. Lange u. *G. Embden:* Z. f. physiol. Chemie. **125**. 258 (1923). — *O. Meyerhof* (Klin. Wochenschr. **4**. 341 [1925]) ist der Ansicht, daß das Milchsäureanion die Atmungssteigerung bewirkt. — [1]) Vgl. u. a. *Geo. J. Engelmann:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 14 (1871). — *C. Speck:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **15**. 114 (1882) — *G. Embden* u. *Ed. Grafe:* Z. f. physiol. Chemie. **113**. 108 (1921).

gelernt, die in Beziehung zum Muskelstoffwechsel gebracht worden sind. Hierher gehört in erster Linie die Milchsäure[1]). Ferner ist das Kreatin[2]) als besonderes Stoffwechselprodukt der Muskelzelle angesprochen worden. Seine Menge ist, wie wir schon S. 223 erwähnt haben, in den weißen Muskeln größer als in den roten[3]). Herzmuskel und glatte Muskulatur enthalten weniger Kreatin als die Skelettmuskulatur[4]). Bemerkenswert ist ferner, daß ein anderer Bestandteil des quergestreiften Muskels, das Laktazidogen[5]) in der Menge seines Vorkommens derjenigen des Kreatins parallel geht[6]). Dieser Befund und der größere Gehalt an beiden Verbindungen in sich rasch kontrahierenden Muskeln hat zu mancherlei Vermutungen über die Bedeutung des Kreatins geführt, ohne daß es jedoch geglückt wäre, ihm eine bestimmte Funktion zuzuerteilen[7]). Hervorheben wollen wir schon an dieser Stelle — wir kommen auf die Deutung noch zurück —, daß nach Einwirkung von Stoffen, die zentral gelegene Sympathikusgebiete in Erregung versetzen, der Kreatingehalt des Muskelgewebes ansteigt[8]). Eine weitere Verbindung, die der Muskulatur eigen ist, ist das Karnosin[9]). Auch sie findet sich in der weißen Muskulatur in größerer Menge als in der roten[10]). Noch geringer ist ihre Menge in der Herzmuskulatur und in glatten Muskeln[11]). Über die Bedeutung des Karnosins ist zur Zeit nichts bekannt[12]). Schließlich sei noch des Karnitins gedacht[13]). Auch diese Verbindung konnte noch in keine Beziehung zu bestimmtem Geschehen im Muskelgewebe gebracht werden. Das gleiche gilt vom Inosit[14]). Weiterhin fesselt unser Interesse das Vorkommen von Adeninphosphorsäure in frischer Muskulatur[15]). Sie zerfällt unter Abspaltung von Ammoniak in Hypoxanthylsäure (Inosinsäure)[16]). Dieser Befund erklärt die schon früher gemachte Beobachtung von Ammoniakbildung während der Muskeltätigkeit[17]). Welche Bedeutung der Adeninphosphorsäure im Muskelstoffwechsel zukommt, ist noch unbekannt. Auf alle Fälle verdient sie als Quelle von Phosphorsäure besondere Beachtung. Eine Reihe weiterer, aus Muskeln gewonnener Verbindungen, denen wir allen auch schon begegnet sind, stehen in Beziehung zum Atmungsvorgang in den Muskelzellen. Es sei auf die

---

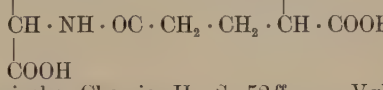
[1]) Vgl. Physiologische Chemie I, Vorlesung VI und X; II, S. 641. — [2]) Vgl. Physiologische Chemie I, S. 628. — [3]) *C. A. E. Pekelharing* u. *C. I. C. van Hoogenhuyze:* Z. f. physiol. Chemie. **64**. 263 (1910). — *M. Cabella:* Z. f. physiol. Chemie. **84**. 29 (1913). — [4]) *G. Buglia* u. *A. Constantino:* Z. f. physiol. Chemie. **81**. 120 (1912). — *I. C. Beker:* Z. f. physiol. Chemie. **87**. 21 (1913). — [5]) Physiologische Chemie I, S. 125; II, S. 351. — [6]) *O. Riesser:* Z. f. physiol. Chemie. **120**. 189 (1922). — [7]) Vgl. hierzu Physiologische Chemie. I, S. 629. Hier finden sich Literaturangaben. — Vgl. weiterhin *W. Burridge:* J. of. physiol. **41**. 303 (1910). — *J. G. Dusser de Barenne* u. *D. G. Cohen Tervaert: Pflügers* Archiv. **195**. 370 (1922). — [8]) Vgl. *O. Riesser:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **80**. 183 (1916). — Vgl. auch *A. Palladin* u. *A. Kudrjawzeff:* Biochem. Z. **133**. 89 (1922). — [9]) Vgl. Physiologie I. 634. — [10]) *Clifford:* Biochem. j. **15**. 725 (1921). — *A. Hunter:* Biochem. j. **18**. 408 (1924). — [11]) *G. Buglia* u. *Constantino:* Z. f. physiol. Chemie. **81**. 120 (1912). — [12]) Vgl. u. a. *A. Hunter:* Biochem. j. **19**. 35 (1925). — [13]) Vgl. Physiologische Chemie I, S. 453. — [14]) Vgl. Physiologische Chemie I, S. 43. — [15]) *G. Embden* u. *Marg. Zimmermann:* Münchener med. Wochenschr. **73**. 1860 (1926). — [16]) Vgl. Physiologische Chemie I, S. 652. — [17]) Vgl. z. B. *A. Slosse:* Travaux de labor. de physiol., Instit. Solvay. **5**. 39 (1902).

Bernsteinsäure, die Fumarsäure und die Äpfelsäure[1],[2]) und vor allem auf das Glutathion[3]), das ein aus Cystein und Glutaminsäure bestehendes Dipeptid[4]) darstellt, verwiesen. Schließlich wäre noch der schon S. 238 erwähnten besonderen Proteïne Myosin und Myogen zu gedenken. Bemerkenswert ist, daß die Muskulatur neben viel Phosphorsäure ein starkes Überwiegen an Kalium[5]) aufweist. Wir kommen auf seine Bedeutung noch zurück. Ferner ist der Gehalt an Magnesium größer als an Kalzium.

Überblicken wir die Gesamtheit jener Verbindungen, die wir zur Zeit in unmittelbare Beziehung zum Kontraktionsvorgang bringen können, dann bemerken wir, daß ihre Zahl recht klein ist. Es sind dies einerseits die Proteine und vielleicht die Phosphatide, Cholesterin[6]) und Cholesterinester, die, ausgezeichnet durch einen besonderen Zustand, ohne jeden Zweifel hervorragenden Anteil an der Ausbildung der Muskelverkürzung und -verlängerung besitzen. Eine Gruppe für sich bilden Glykogen, Traubenzucker, Laktazidogen, Milchsäure und Phosphorsäure. Hierzu sei gleich bemerkt, daß die Annahme, wonach bei der Muskeltätigkeit das in den Muskelfasern eingelagerte Glykogen zum Abbau kommt und dabei Hexose zur Bildung von Laktazidogen liefert, das fortlaufend in kleinen Mengen entsteht, dann weiter in Phosphorsäure und Milchsäure zerfällt, noch in manchen Punkten der genaueren Aufklärung bedarf. Der Glykogenaufbau und -abbau unterliegt ohne Zweifel innerhalb des Organismus dem Einfluß von Nerven und von Inkretstoffen[7]). Es ist beobachtet, daß bei angestrengter Bewegung das Glykogen der Leber fast vollständig verschwinden kann[8]), während dasjenige der Muskeln erhalten bleibt. Dieser Befund kann in verschiedenem Sinne gedeutet werden. Es kann sein, daß die Muskelzellen während ihrer Tätigkeit fortlaufend auf den Zuckergehalt des Blutes zurückgreifen und den diesem entnommenen Traubenzucker verwerten. Es besteht jedoch auch die Möglichkeit, daß das Glykogen der Muskelzellen beständig ab- und aufgebaut wird. Daneben kann außerdem noch Blutzucker direkt Verwendung finden. Ein bestimmter Gehalt an Glykogen braucht an und für sich nicht dadurch bedingt zu sein, daß dieses Polysaccharid unangetastet bleibt. Weiterhin ist bemerkenswert, daß bei der Fernhaltung von Erregungen, z. B. mittels Durchschneidung des zugehörigen Nerven oder des Rückenmarks,

---

[1]) Vgl. Physiologische Chemie I, S. 252. — [2]) Vgl. *Th. Thunberg:* Skand. Arch. f. Physiol. **35**. 163 (1917). — [3]) Vgl. Physiologische Chemie I, S. 318. — [4]) *Quastel, J. Hirsch, C. Page* u. *Tunicliffe* (Biochem. j. **17**. 586 [1923]) haben die Konstitution des Glutathions festgestellt. Es handelt sich um:



[5]) Vgl. Physiologische Chemie II, S. 52ff. — Vgl. auch *I. Katz: Pflügers* Archiv. **63**. 1 (1896). — [6]) Vgl. hierzu *H. Lange* u. *H. Lawaczeck:* Z. f. physiol. Chemie. **125**. 248 (1923). — [7]) Vgl. hierzu Physiologische Chemie I, Vorlesung VI—X. Physiologische Chemie II, Vorlesung XXX u. XXXV. Physiologie I, Vorlesung 9, 13, 14, 15. — [8]) Auch sie enthält Laktazidogen. Vgl. *Otto Riesser:* Z. f. physiol. Chemie. **161**. 149 (1926).

der Glykogenvorrat nicht angegriffen wird[1]); es kommt aber auch — wenigstens gilt das für den Fleischfresser (der Pflanzenfresser verhält sich anders) — zu keiner oder doch nur zu einer stark eingeschränkten Glykogenneubildung[2]). Von besonderem Interesse ist, daß der N. sympathicus Einfluß auf den Glykogenstoffwechsel im Muskel hat[3]). Wir kommen auf diese wichtige Beobachtung noch zurück. Es spricht vieles dafür, daß das Glykogen der Leber und dasjenige der Muskeln nicht die gleiche Stellung im Organismus einnehmen. Das erstere steht allen Körperzellen zur Verfügung. Es wird den Zellen in Form von Traubenzucker im Blute zugeführt. Die übrigen Glykogenvorräte und insbesondere diejenigen der Muskulatur werden offenbar an Ort und Stelle verbraucht und nicht oder nur in besonderen Fällen anderen Verbrauchsstätten zur Verfügung gestellt.

Seitdem beobachtet worden ist, daß das Muskelgewebe im Laufe seiner Tätigkeit eine saure Reaktion annimmt und bewiesen werden konnte, daß diese durch das Auftreten von Milchsäure bedingt ist, waren zahlreiche Forscher bemüht, einen tieferen Einblick in die Beziehung der genannten Säure zum ganzen Kontraktionsvorgang zu gewinnen. Ein voller Erfolg war diesen Bestrebungen erst von dem Momente an beschieden, in dem einerseits nach quantitativen Beziehungen zwischen Glykogen und Milchsäure gefragt und andererseits das weitere Schicksal der letzteren genau verfolgt wurde. Die Ergebnisse derartiger Forschungen vermochten an und für sich wahrscheinlich zu machen, welche Stoffwechselvorgänge in den einzelnen Phasen des Funktionszustandes des Muskelgewebes vor sich gehen, jedoch konnte erst ihre Verknüpfung mit Befunden, die die Erforschung des energetischen Geschehens zutage förderte, die Grundlage für eine bestimmte Vorstellung über das Ineinandergreifen einzelner Vorgänge während und nach erfolgter Tätigkeit des Muskelgewebes abgeben.

Wollen wir die Bildung einer bestimmten Verbindung oder die Herbeiführung eines bestimmten Zustandes u. s. w. in Beziehung zu einem bestimmten Geschehen, im vorliegenden Falle zur Muskelkontraktion, bringen, dann müssen wir von einem bestimmten Funktionszustand des zu untersuchenden Gewebes ausgehen. Wir müssen die Möglichkeit haben, diesen immer wieder herzustellen. Es erscheint auf den ersten Blick außerordentlich einfach, beim Muskel einerseits den Ruhe- und andererseits den Tätigkeitszustand abzugrenzen; wir werden jedoch erfahren, daß dem in Wirklichkeit erhebliche Schwierigkeiten entgegenstehen. Entnehmen wir einem Tier einen Muskel, der sich seit längerer Zeit in Ruhe befunden hat, und bestimmen wir seinen Gehalt an Milchsäure, dann muß der Vergleich mit dem Milchsäuregehalt eines Muskels, der in Tätigkeit war, uns die Möglichkeit geben, die Frage zu beantworten, ob es bei dieser zur Milchsäurebildung kommt. Wir können z. B., um gut vergleichbare Werte zu erhalten,

---

[1]) Vgl. hierzu *Böhm* u. *Hoffmann:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **8**. 422 (1878). — *Boldt:* Zbl. f. d. med. Wissensch. 333 (1899). — *Vay:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **34**. 45 (1894). — Vgl. auch zu dem ganzen Problem der Bedeutung des Muskelglykogens *M. Kobayashi:* Z. f. Biol. **81**. 263 (1924). — [2]) Vgl. hierzu *E. Wertheimer: Pflügers* Archiv. **215**. 779 (1927). — [3]) *Hans E. Büttner:* Z. f. physiol. Chemie. **161**. 282 (1926).

gleichartige Muskeln eines und desselben Tieres verwenden, z. B. den M. gastrocnemius beider Beine. Den einen entnehmen wir dem Tierkörper in seinem Ruhezustand, und den anderen bringen wir innerhalb oder außerhalb des Körpers mittels Einwirkung von Reizen zur Kontraktion. In beiden Fällen stellen wir den Gehalt des Muskelgewebes an Milchsäure fest. Dieser einfache Versuch ergibt, daß der tätig gewesene Muskel mehr Milchsäure aufweist, als der im Ruhezustand untersuchte. So wichtig dieser Befund auch ist, so vermag er uns in dieser allgemeinen Form in der Erkenntnis der Bedeutung der Milchsäure für den Kontraktionsvorgang nicht weiterzuführen. Es galt quantitative Beziehungen zwischen Milchsäurebildung und einer bestimmten Muskeltätigkeit, z. B. einer bestimmten Arbeitsleistung, ausfindig zu machen. Der Versuch der Lösung dieses Problems enthüllte die große Schwierigkeit der Feststellung des Milchsäuregehaltes des ruhenden Muskels. Es zeigte sich nämlich, daß er schon bei dem Herauspräparieren des Muskels ansteigt. Dieser Umstand, der lange Zeit nicht erkannt wurde, setzte dem Fortschreiten der Forschung Schranken. Wie so oft bei der Erforschung von Vorgängen in der Natur erwies sich die bloße qualitative Aufklärung eines Geschehens als nicht ausreichend, um seine Bedeutung innerhalb einer Kette von Geschehnissen richtig abzuschätzen. Erst quantitative Bestimmungen bilden tragfähige Fundamente für ein weiteres Vordringen in unbekanntes Gebiet. So sehen wir denn auch hier in dem Augenblick einen Fortschritt sich anbahnen, in dem es glückte, die nachträgliche Milchsäurebildung möglichst weitgehend zu unterdrücken[1]). Es zeigte sich, daß der Milchsäuregehalt des ruhenden Muskels sehr klein ist — ja es ist leicht möglich, daß er noch unter den kleinsten Werten liegt, die zur Zeit vorliegen, bleibt es doch ungewiß, ob die zur Zeit zur Verfügung stehenden Methoden jede sekundäre Milchsäurebildung ausschließen. So wurden in ruhenden Froschmuskeln 0·015—0·026% Milchsäure festgestellt. Wurden solche Muskeln in Tetanus versetzt und in diesem gehalten bis Ermüdung auftrat, dann stieg der Milchsäuregehalt sehr stark an (auf 0·11—0·21%)[2]). Es entstand die Frage, ob die Milchsäurebildung begrenzt ist. Es zeigte sich, daß in der Tat bei Ausschluß des Sauerstoffes, d. h. unter anaëroben Bedingungen, für die einzelne Reizart ein bestimmtes Milchsäuremaximum vorhanden ist, jedoch nicht ein allgemeines[3]). So wurden bei der Reizung von Muskeln mittels Einzelinduktionsschlägen höhere Milchsäuremengen festgestellt, als wenn Tetanus erzeugt und in beiden Fällen die Reizung bis zum Auftreten von Ermüdungserscheinungen fortgesetzt wurde. Es beruht dies darauf, daß der Muskel im Tetanus rascher ermüdet, als wenn Einzelzuckungen hervorgerufen werden. Der im ersteren Zustand ermüdete Muskel antwortet noch auf Einzelreize. Werden diese so lange fortgesetzt, bis der Muskel nicht

---

[1]) *W. M. Fletcher* u. *F. G. Hopkins:* J. of physiol. **35**. 247 (1906/07). Hier ist die ältere Literatur angegeben. — Vgl. ferner *F. Laquer:* Z. f. physiol. Chemie. **93**. 60 (1914). — *O. Meyerhof: Pflügers* Archiv. **182**. 232 (1920). — [2]) *Fletcher* u. *Hopkins:* l. c. — *Peters:* J. of physiol. **47**. 267 (1913/14). — [3]) Vgl. hierzu *O. Meyerhof: Pflügers* Archiv. **182**. 246 (1920). — Vgl. auch *H. Hentschel:* Z. f. physiol. Chemie. **141**. 272 (1924).

mehr reagiert, dann erhält man die gleiche Milchsäuremenge, wie wenn die Reizung des Muskels von Anfang an mittels Einzelreizen bis zur Ermüdung durchgeführt worden wäre. Die Erreichung einer Grenze in der Milchsäurebildung, und zwar, und das sei, um Mißverständnissen vorzubeugen, mit allem Nachdruck hervorgehoben, bei Versuchen o h n e Sauerstoffzufuhr, bedeutet, daß irgendwelche sich im Kontraktionsverlauf ausbildende Bedingungen ihr ein Ziel setzen. Zunächst könnte man daran denken, daß das Energiematerial aufgebraucht sei, fehlt doch bei der angewandten Versuchsanordnung die Zufuhr von solchem. Ferner besteht die Möglichkeit, daß die Anhäufung von Milchsäure einen Zustand schafft, in dem die Hervorbringung von solcher aufhört. Der Versuch mußte entscheiden. Zunächst konnte gezeigt werden, daß die Milchsäurebildung durch Eintauchen des Muskels in Salzsäure gehemmt wird[1]). Ferner wurde gefunden, daß die unter den geschilderten Bedingungen erreichbaren Milchsäuremaxima überschritten werden, wenn sich die Kontraktionen in einer bikarbonathaltigen Kochsalzlösung vollziehen[2]). Damit ist bewiesen, daß nicht Mangel an Material die Ursache für das Aufhören der Milchsäurebildung sein kann, vielmehr ist es die Erreichung einer bestimmten Wasserstoffionenkonzentration[3]). Weiterhin glückte der Nachweis, daß die Milchsäuremenge mit dem Grad der Ermüdung ansteigt. Erfolgt diese vorzeitig, z. B. bei Reizung des Muskels bei niedriger Temperatur, dann ist das erreichbare Milchsäuremaximum um so niedriger. Ist ein Muskel z. B. bei 5^0 bis zur Ermüdung gereizt worden, und wird dann die Reizung bei 20^0 fortgesetzt, dann treten wieder Kontraktionen auf. Gleichzeitig nimmt der Milchsäuregehalt des Muskels weiter zu.

Das wesentlichste Ergebnis der mitgeteilten Beobachtungen ist, daß das aus dem Körper entfernte Muskelgewebe ohne Mitwirkung von Sauerstoff im Zustand der Tätigkeit Milchsäure hervorbringt, und zwar in Mengen, die eine unmittelbare Beziehung zu dem durch Reize ausgelösten Vorgange, z. B. zur geleisteten Arbeit, erkennen lassen. Es gilt dies sowohl für Verkürzungs- als auch für Spannungsänderungen. Nun befindet sich der ausgeschnittene Muskel unter anderen Bedingungen als der in situ befindliche — es sei in dieser Hinsicht u. a. an die Nahrungsstoff- und vor allem an die Sauerstoffzufuhr durch das Blut und die Wegführung von Stoffwechselzwischen- und -endprodukten durch dieses hingewiesen. Es galt die Frage zu entscheiden, welchen Einfluß die besonderen Verhältnisse des aus dem Körper entfernten Muskelgewebes auf den Ablauf seines Stoffwechsels haben. Es war der Milchsäuregehalt des in situ befindlichen ruhenden Muskels mit demjenigen des tätigen zu vergleichen. Dabei zeigte es sich, daß der letztere selbst dann, wenn er sich bis zur Ermüdung betätigt hatte, zumeist nicht die erwartete Zunahme an Milchsäure aufwies[4]). Diesem Befunde

---

[1]) Vgl. *K. Kondo:* Biochem. Z. **45**. 69 (1912). — [2]) *K. Matsuoka: Pflügers* Archiv. **202**. 573 (1924). — [3]) Vgl. *F. Laquer:* Z. f. physiol. Chemie. **93**. 60 (1914). — [4]) Vgl. *G. Embden, E. Schmitz* u. *P. Meincke:* Z. f. physiol. Chemie. **113**. 50 (1921). — *Fritz Bürgi:* Z. f. Biol. **81**. 253 (1924). — *G. Embden* u. *H. Jost:* Deutsche med. Wochenschr. 636 (1925). — Vgl. auch *O. Meyerhof* u. *R. Meier: Pflügers* Archiv. **204**. 448 (1924).

können verschiedene Ursachen zugrunde liegen. Vorweggenommen sei, daß es keinem Zweifel mehr unterliegt, daß auch der im Organismus tätige Muskel Milchsäure hervorbringt. Es fragt sich, was aus ihr wird. Es besteht die Möglichkeit, daß sie in dem Maße, wie sie entsteht, dem Blute übergeben wird und in diesem den Muskel verläßt[1]), um an anderer Stelle — z. B. der Leber — weitere Verwendung zu finden. In der Tat konnte während der Muskeltätigkeit ein Ansteigen des Milchsäuregehaltes im Venenblute, und zwar auch beim Menschen, festgestellt werden. Außerdem kann entstehende Milchsäure an Ort und Stelle verwandelt werden, sei es, daß es zu ihrer Oxydation kommt, sei es, daß sie in anderer Weise Verwendung findet. Die Erforschung aller dieser Möglichkeiten hat außerordentlich interessante Ergebnisse gezeitigt, und zwar führten verschiedene Wege zu gleichen Befunden. Einmal wurde die Milchsäurebildung und ihr Verschwinden als Teilvorgang des Muskelstoffwechsels genauer erforscht, und dann wurde der Versuch unternommen, die die Muskeltätigkeit begleitenden energetischen Vorgänge in Beziehung quantitativer Art zu dem erschlossenen Stoffwechselgeschehen zu bringen.

Betrachten wir zunächst die Milchsäurebildung als ein Glied in dem gesamten Stoffumsatz des Muskelgewebes[2]). Sie kann, wie wir das früher dargelegt haben, mehreren Quellen entstammen. In der Muskelzelle stellen ohne Zweifel im wesentlichen, ja wahrscheinlich ausschließlich Kohlenhydrate die Stammsubstanz für die Milchsäure dar[3]). Wir wollen hier unerörtert lassen, daß eine besonders reaktionsfähige Hexoseform Ausgangspunkt für jene Umsetzungen sein soll, die schließlich zur Hervorbringung von Milchsäure führen. Wir wollen uns vielmehr auf den wichtigen Befund beschränken, daß, wie schon wiederholt mitgeteilt, im Muskelgewebe eine Verbindung vorkommt, die bei ihrem Zerfall einerseits Milchsäure und andererseits Phosphorsäure liefert. Sie ist von ihrem Entdecker *Embden* Laktazidogen genannt worden[4]). Ihre Konstitution steht noch nicht in allen Einzelheiten fest. Es handelt sich um eine Hexose, die mit Phosphorsäure esterartig verknüpft ist, und zwar scheint unter gewöhnlichen Verhältnissen ein Hexosemonophosphorsäureester — unter besonderen auch ein Diphosphorsäureester — zu entstehen[5]). Es ist leicht möglich, daß durch die Bildung dieser Verbindung ohne weiteres eine Umlagerung des Ausgangsmateriales, nämlich des Traubenzuckers, in eine labile Form gegeben ist[6]). Die Umwandlung von Lakta-

[1]) Vgl. hierzu u. a. *G. Embden* u. *S. Isaac:* Z. f. physiol. Chemie. **99**. 297 (1917). — [2]) Vgl. hierzu Physiologische Chemie I, S. 125 und II, S. 641 ff. — [3]) *O. Meyerhof* u. *H. E. Himwich: Pflügers* Archiv. **205**. 415 (1924). — *G. Lusk:* Biochem. Z. **156**. 334 (1925). — *O. Meyerhof:* Biochem. Z. **158**. 218 (1925). — [4]) Vgl. die Literatur in: Physiologische Chemie I, S. 125. — [5]) Vgl. über die Dissoziationskonstanten der Hexosediphosphorsäure *O. Meyerhof* u. *J. Suranyi:* Biochem. Z. **187**. 427 (1926). — [6]) Über den ganzen Vorgang der Bildung des Laktazidogens, seine Konstitution und seinen Abbau liegt, trotz vieler Bemühungen ihn zu lüften, noch ein Schleier. Vgl. hierzu u. a. *H. v. Euler:* Chemie der Enzyme. 3. Aufl. 1. Teil. 336 (1925). — *D. L. Raymond:* Proceed. nat. acad. of science. **2**. 622 (1925). — *A. J. Kluyver* u. *A. P. Struyk:* Proceed. of the royal acad. Amsterdam. **29**. 322 (1926); Naturwissenschaften. **14**. 882 (1926). — *A. Lebedew:* Z. f. physiol. Chemie. **160**.

zidogen in Milchsäure vollzieht sich ohne Mitwirkung von Sauerstoff[1]). Dieser Umstand läßt es verständlich erscheinen, weshalb der ausgeschnittene Muskel ohne Sauerstoffzufuhr Milchsäure bilden kann. Von größter Bedeutung ist ferner, daß bei der Zerlegung der genannten Verbindung Energie frei wird. Sie steht den Muskelzellen zur Verfügung. Aber auch dann, wenn aus Glykogen[2]) bzw. aus der aus ihr hervorgehenden Hexose, ohne daß es zur Bildung einer Phosphorsäureverbindung kommt, Milchsäure hervorgeht[3]), vollzieht sich der ganze Vorgang ohne Beteiligung von Sauerstoff. Er wird durch ein Ferment herbeigeführt, das sich isolieren läßt[4]).

Einen großen Schritt weiter führte die Beantwortung der Frage, was aus der bei der Muskelkontraktion sich bildenden Milchsäure wird. Sie verschwindet bei Sauerstoffzufuhr, und zwar bestehen zwischen Sauerstoffverbrauch und Milchsäureschwund ganz bestimmte quantitative Beziehungen[5]). In einem vollständig ermüdeten Muskel nimmt der vorhandene Milchsäuregehalt bei Anwesenheit von Sauerstoff mehr und mehr ab. Gleichzeitig tritt Kohlensäure auf, ein Zeichen dafür, daß Oxydationsvorgänge eingesetzt haben. Der respiratorische Quotient wird gleich 1. Bestimmt man nun die Menge an Sauerstoff, die zur Verwendung gekommen ist, und berechnet man aus ihr die Milchsäuremenge, die durch sie zur Oxydation gelangen konnte, dann erkennt man, daß etwa $^3/_4$ der gesamten Milchsäure ihr entgangen sind[6]). Gleichzeitig zeigt das Ansteigen des Laktazidogen-[7]) und Glykogengehaltes des Muskels an, daß jener Anteil an der genannten Säure, der nicht zum Abbau gelangt ist, zur Synthese der genannten Verbindungen und vor allem von Glykogen Verwendung gefunden hat. Die zu diesem Vorgang nötige Energie wird durch Überführung jenes Anteils von Milchsäure in Kohlensäure und Wasser aufgebracht, der der Oxydation unterliegt.

---

96 (1926). — Vgl. auch *O. Meyerhof:* Naturwissenschaften. **14.** 756 (1926). — Erwähnt sei noch, daß *Theodor Brugsch* u. *Hans Horsters* (Biochem. Z. **175.** 90, 120 [1926]) der Ansicht sind, daß die in Hefezellen angetroffene Hexosediphosphorsäure mit der aus Muskelgewebe isolierten nicht identisch sei. — Vgl. hierzu *G. Embden* u. *M. Zimmermann:* Z. f. physiol. Chemie. **141.** 225 (1924). — [1]) Vgl. auch die Versuche von *Weizsäcker* (*Pflügers* Archiv. **147.** 135 [1912]) über Muskeltätigkeit nach Ausschaltung der Oxydationsmöglichkeit durch Blausäure. — [2]) Vgl. hierzu *G. Embden* u. *Cläre Haymann:* Z. f. physiol. Chemie. **137.** 154 (1924). Diese Autoren haben nachgewiesen, daß dem Muskelpreßsaft zugesetztes Glykogen (nicht jedoch Trauben- und Malzzucker) die Laktazidogenbildung auch steigert. — *F. Laquer:* Z. f. physiol. Chemie. **122.** 26 (1922). — *F. Laquer* u. *P. Meyer:* Z. f. physiol. Chemie. **124.** 211 (1923). Nach diesen Forschern ist das genannte Polysaccharid der stärkste Milchsäurebildner. — [3]) Vgl. hierzu *Parnas* u. *Wagner:* Biochem. Z. **61.** 417 (1914). — *F. Laquer:* Z. f. physiol. Chemie. **93.** 60 (1914). — [4]) *O. Meyerhof:* Biochem. Z. **187.** 395, 462 (1926). — [5]) Vgl. *O. Meyerhof: Pflügers* Archiv. **182.** 284 (1920); **185.** 11 (1920). — [6]) Nach *Hartree* u. *Hill* (vgl. *A. V. Hill:* Ergebnisse der Physiologie [herausgegeben von *Asher* u. *Spiro*]. **22.** 326 [1923]) wird nur $^1/_5$—$^1/_6$ der gebildeten Milchsäure oxydiert. — [7]) *G. Embden* (Klin. Wochenschr. **3.** 1393 [1924]) teilt mit, daß auch bei Abwesenheit von Sauerstoff Laktazidogensynthese und damit eine gewisse Erholung der ermüdeten Muskeln eintreten kann.

Wir erkennen in diesem ganzen Kettenprozeß eine außerordentlich ökonomische Einrichtung. Es wird durch einen anaëroben Spaltungsvorgang die „Arbeitsenergie" zur Verfügung gestellt — Verwandlung von Kohlenhydrat in Milchsäure — und durch einen oxydativen Vorgang, der auf Kosten eines Teiles der genannten Säure verläuft, vollzieht sich die Rückbildung jenes Materials, von dem aus der Kontraktionsvorgang wiederum die zu seiner Durchführung erforderliche Energie beziehen kann. Anaërober und aërober Vorgang lösen sich ab. Dem exothermen Geschehen folgt das endotherme. Das letztere stellt den Erholungsvorgang dar. *Hill* hat den ganzen Vorgang mit der Entladung eines Akkumulators — Milchsäurebildung — und seiner Ladung — Kohlenhydratsynthese — verglichen[1]). Nicht unerwähnt wollen wir lassen, daß mit der Möglichkeit gerechnet werden muß, daß jener Anteil an Energie, der durch Oxydation organischer Substanz zur Verfügung gestellt wird, auch anderen Verbindungen als der Milchsäure entstammen kann. Von diesem Gesichtspunkte aus wird verständlich, daß auch andere Substrate als Kohlenhydrate an der Muskeltätigkeit — allerdings nur indirekt — teilhaben können.

Erwähnt sei noch, daß während des Vorganges der Milchsäurebildung Phosphorsäure in Erscheinung treten kann, es ist dies jedoch nicht die Regel. Es beruht das offenbar darauf, daß der Abspaltung der genannten Säure aus Laktazidogen unmittelbar die Wiederverwendung zur Synthese von Phosphorsäurerester folgt[2]).

Der so außerordentlich wichtige Befund, wonach die Tätigkeit des Muskels mittels Energie durchgeführt wird, die anaëroben Spaltungsvorgängen ihre Entstehung verdankt, während in der Erholungszeit unter Mitwirkung von Sauerstoff Energie aufgebracht wird, mittels derer die Muskelzellen aus den entstandenen Spaltungsprodukten wieder jenes Material zur Verfügung gestellt erhalten, mit Hilfe dessen der Kontraktionsvorgang erneut unterhalten werden kann, gibt uns nicht nur Einblick in das energetische Geschehen im Muskel während des Zustandes der Ruhe — auch in diesem vollziehen sich Stoffwechselvorgänge, und zwar solche, die qualitativ denen gleich sind[3]), die in gesteigertem Maße im Tätigkeitszustande zur Abrollung kommen, d. h. es weisen Oxydationsgröße, Kohlensäurebildung und Abnahme an Kohlenhydraten auf einen vorwiegenden Verbrauch der letzteren Verbindungen hin —, der Tätigkeit und der Erholung, vielmehr erkennen wir in der geschilderten, großartigen Selbstregulation zugleich eine Einrichtung, welche die dem Tätigkeitszustand eigene Gesamtumstellung des Muskelzellinhaltes zum Ausgangszustand zurückführt.

---

[1]) *A. V. Hill:* Physiol. reviews. **2**. 310 (1922). — [2]) Vgl. hierzu u. a. *Weyl* u. *Zeitler:* Z. f. physiol. Chemie. **6**. 575 (1882). — *I. I. R. Macleod:* Z. f. physiol. Chemie. **28**. 535 (1899). — *J. Parnas* u. *R. Wagner:* Biochem. Z. **61**. 387 (1914). — *F. Laquer:* Z. f. physiol. Chemie. **93**. 60 (1914). — *G. Embden, Schmitz* u. *Meincke:* Z. f. physiol. Chemie. **113**. 60 (1921). — *F. Cohn:* Z. f. physiol. Chemie. **113**. 253 (1921). — *G. Embden* u. *H. Hentschel:* Biochem. Z. **156**. 343 (1925). — *G. Embden* u. *H. Jost:* Deutsche med. Wochenschr. 636 (1925). — *M. Altmann:* Z. f. physiol. Chemie. **151**. 203 (1926). — [3]) Vgl. u. a. *O. Meyerhof: Pflügers* Archiv. **185**. 21 (1920).

Die Bildung der Milchsäure hat an und für sich zu tiefgehenden Veränderungen geführt. Das gleiche gilt von der entstandenen Phosphorsäure. Es sind die vorhandenen Pufferungsmöglichkeiten in Anspruch genommen worden. Vor allem ist die Reaktion des Wasserstoffions der Milchsäure mit dem Alkaliprotein von größter Bedeutung, vollzieht sie sich doch unter Energieentwicklung. Wir kommen auf diesen Vorgang noch zurück (vgl. auch S. 237). Wir haben ferner erfahren, daß Durchlässigkeitsänderungen an Zellgrenzschichten beobachtet worden sind. Wir haben endlich von einer Zunahme des Quellungsgrades der kolloiden Teilchen im Muskelzellinhalt gesprochen. Nun dürfen wir bei der Beurteilung der im Kontraktions- und Erholungsstadium sich vollziehenden Vorgänge keinen Augenblick außer acht lassen, daß Versuche an aus dem Körper entfernten Muskeln sich unter Bedingungen vollziehen, die innerhalb des Organismus nicht vorhanden sind. Wir erzwingen eine Anhäufung der Milchsäure bis zu dem für die ausgeführte Leistung entsprechenden Maximum und lassen dann Sauerstoff hinzutreten, um zu erkennen, was nunmehr aus der genannten Säure wird. Ebenso ist der Phosphorsäurestoffwechsel unter besonderen Bedingungen verfolgt worden, um ein bestimmtes Geschehen unter solchen festlegen zu können. Uns interessiert natürlich in erster Linie das, was sich unter natürlichen Verhältnissen, d. h. in Muskeln, vollzieht, die ihre Tätigkeit innerhalb des Organismus entfalten. Die beständige Zufuhr von Nahrungsstoffen, darunter auch von Sauerstoff, und die fortlaufend gesicherte Möglichkeit der Abgabe von im Stoffwechsel entstandenen Produkten schaffen Verhältnisse, die von jenen, unter denen der aus dem Körper entfernte Muskel seine Tätigkeit entfaltet, stark abweichen. Auch dann, wenn wir diesen unter Sauerstoffzufuhr arbeiten lassen, bzw. die Erholung sich vollziehen lassen, haben wir keine Bedingungen vor uns, wie sie den normalen Verhältnissen entsprechen. Der zugeführte Sauerstoff diffundiert von außen in das Muskelgewebe hinein. Dazu ist Zeit erforderlich. Er wirkt ferner auf Muskelzellen ein, die sich in einem Zustand befinden, der unter gewöhnlichen Bedingungen nicht vorhanden ist. Wir haben schon S. 312 erwähnt, daß es bei der Tätigkeit des in situ befindlichen Muskels nicht zu einer Anhäufung von Milchsäure kommen kann. Auch die Phosphorsäure wird kaum in größerer Menge aus Laktazidogen frei werden, weil ihrer Bildung unmittelbar die Anlagerung an weitere Hexosemoleküle folgt. Die Milchsäure wird zum Teil mit dem Blute fortgeführt und in anderen Organen verwendet, und zwar wird sie, wie wir schon S. 313 erwähnt haben, mit großer Wahrscheinlichkeit in der Leber zu Glykogen verarbeitet.

Wir haben innerhalb des Organismus viel zahlreichere Möglichkeiten einer Regulation als außerhalb desselben. Es werden innerhalb jeder Zelle Gleichgewichte angestrebt. Sie sind je nach den vorhandenen Bedingungen verschieden eingestellt. Innerhalb der Muskelzelle bestehen Beziehungen zwischen dem Glykogenvorrat, der Hexosemenge, dem Laktazidogen und der Milchsäure und allen diese Verbindungen miteinander verknüpfenden Zwischenprodukten. Die Rückbildung von Kohlenhydraten aus den sich bildenden Abbaustufen und insbesondere aus Milchsäure — wobei vielleicht Azetaldehyd jene Stufe darstellt, über

die die Hexosesynthese erfolgt[1]) — hängt in der tätigen Muskelzelle von den zwischen den genannten Verbindungen bestehenden Gleichgewichten und den übrigen in ihr vorhandenen Bedingungen ab. Fortwährend wird ihr vom Blute aus Hexose zur Verfügung gestellt. Sie ist somit nicht auf einen bestimmten eigenen Kohlenhydratvorrat angewiesen, den sie in sich, soweit das möglich ist, aus der gebildeten Milchsäure ergänzen muß, vielmehr kann sie mit Energiematerial arbeiten, das ihr von außen her zufließt. Es bedeutet eine Erweiterung der Tätigkeitsmöglichkeit des Muskelgewebes, daß sich die Rückbildung von Kohlenhydrat aus Milchsäure außerhalb desselben vollziehen kann. In der Wirkung kommt es auf das gleiche heraus, ob die Muskelzelle ihr Energiematerial selbst herstellt, oder es unter Abgabe von Baumaterial anderen Zellarten überläßt, dieses aufzubauen.

Von den geschilderten Verhältnissen in tätigen Muskelzellen, die in Zusammenhang mit dem Blut- und Lymphkreislauf stehen, aus, ist die Frage nach der Verschiebung der Wasserstoffionenkonzentration während der Muskeltätigkeit unschwer zu beantworten[2]). Es muß im Augenblick des Auftretens von Milchsäure und von Phosphorsäure zu einer Zunahme an Wasserstoffionen kommen. Es erfolgt jedoch durch Pufferung rasch ein Ausgleich. Damit ist natürlich nun nicht gesagt, daß bei Inanspruchnahme von Puffersubstanzen die gleichen Verhältnisse herrschen, wie ohne eine solche! Es muß mit allem Nachdruck immer wieder darauf hingewiesen werden, daß der Vorgang des Ausgleichs von Reaktionen unter allen Umständen eine besondere Einstellung des Zellinhaltes bedeutet. Sie wirkt sich in erster Linie darin aus, daß die Pufferungsmöglichkeiten der Zellen mehr und mehr eingeschränkt werden[3]). Der sich mit der Beanspruchung von Puffersubstanzen ausbildende Zustand bedeutet eine Umgestaltung jenes physikalisch-chemischen Systems, das der gesamte Zell- und Gewebsinhalt darstellt. Nun bildet sich an vielen Orten zugleich Milchsäure und Phosphorsäure, wozu auch noch Kohlensäure kommt. Es wird fortlaufend Augenblicke geben, in denen Wasserstoffionen zur Wirkung kommen. Ihre Menge genügt, um die mannigfachsten Wirkungen zu entfalten, bevor es zum Ausgleich der Reaktion kommt, der übrigens auch nur ein vorübergehender sein kann, solange weiter Verbindungen zum Abbau kommen, die erneut Wasserstoffionen abgeben. Die Reaktion ist beständigen Schwankungen unterworfen. Mögen diese auch noch so geringfügig sein, sie werden sich dennoch auswirken. Es sei in diesem Zusammenhang daran erinnert, daß die kleinen Arterien und die Kapillaren des Muskelgewebes einerseits durch Wasserstoffionen und andererseits auch durch das Milchsäure- und Phosphorsäureanion erweitert werden[4]). Wir erkennen in dieser Erscheinung ein weiteres Phänomen der Selbstregulation. Wir wissen, daß, bevor die willkürlich ausgelöste Muskelkontraktion einsetzt, die Durchblutung des betreffenden Muskelgewebes vergrößert wird. Zahlreiche Blutkapillaren, die im Ruhezustand des Muskels außer Funktion

[1]) Vgl. hierzu *C. Neuberg* u. *Gottschalk:* Biochem. Z. **146**. 164 (1924). — [2]) Vgl. hierzu *O. Meyerhof* u. *K. Lohmann:* Biochem. Z. **168**. 128 (1926). — [3]) Vgl. hierzu *Rynki Ueki: Pflügers* Archiv. **203**. 604 (1924). — [4]) Vgl. hierzu Physiologie II, S. 258, 259.

sind, finden Verwendung, wodurch den Muskelzellen ausreichend Nahrungsstoffe und vor allem Sauerstoff zur Verfügung gestellt werden kann[1]). Ferner ist für eine rasche Fortführung von Stoffwechselprodukten gesorgt. Wir erkennen an dem Beispiel der Muskelkontraktion in besonders eindringlicher Weise, wie ein bestimmter Vorgang eine ganze Reihe wichtiger Funktionen zur Auslösung bringt. Hexosephosphorsäureester zerfällt in Phosphorsäure und Milchsäure. Dabei wird Energie frei, die für den Kontraktionsvorgang Verwendung findet. Gleichzeitig ist das Signal zur Auslösung zahlreicher Umstellungen gegeben. Eiweißteilchen werden in ihrem Quellungszustand beeinflußt. Die Folge ist eine Veränderung der Durchlässigkeit von Zellgrenzschichten. Dadurch ist wiederum ein weiteres Moment zu Veränderungen gegeben. Es kommt zur Verschiebung von Ionenkonzentrationen. Weiterhin wird der Blutkreislauf beeinflußt. Endlich werden Bedingungen geschaffen, unter denen nun bald der exotherme Spaltungsvorgang, bald der endotherme Aufbauprozeß begünstigt ist. Sauerstoff greift ein und liefert die zu letzterem Vorgange erforderliche Energie. So sehen wir eine Fülle von Reaktionen sich gegenseitig bedingen. Dereinst werden wir eine bessere Ausdrucksform für all das so mannigfaltige Geschehen, das wir jetzt nur recht oberflächlich und zum Teil ungenügend zusammenhängend schildern können, besitzen. Wir übertragen zur Zeit vielfach Beobachtungen, die unter ganz extremen und ganz einseitig eingestellten Bedingungen gewonnen sind, auf das Geschehen im Zellinneren und übersehen dabei, daß im Zellinhalt unendlich viel feinere und viel mannigfaltigere Reaktionen zur Auswirkung kommen. Es bedarf nicht grober Ausschläge nach der einen oder anderen Richtung, um einer bestimmten Wirkung zu rufen. Sie ist ja auch wieder nur flüchtig und wird zumeist rasch von einer anderen abgelöst. Birgt schon der Modellversuch, d. h. der Versuch mit künstlich geschaffenen Bedingungen, so wertvoll er an und für sich auch sein mag, um Möglichkeiten von Einflüssen zu prüfen, die Gefahr in sich, daß bestimmte Beobachtungen verallgemeinert und ohne weiteres als auf Lebensvorgänge anwendbar angesehen werden, so ist davon auch nicht der Versuch am überlebenden, aus dem Zusammenhang mit den übrigen Organen und vor allem dem Kreislauf gelösten Gewebe frei. Wir müssen uns bei jedem Einzelfall fragen, ob der festgestellte Befund unter Bedingungen zustande gekommen ist, die unter natürlichen Verhältnissen möglich sind. Es ist dies in den meisten Fällen sicherlich nicht der Fall. Es besteht kein Zweifel darüber, daß unsere Kenntnisse des Geschehens in den einzelnen Geweben dadurch stark verdunkelt sind, daß allzuviele unter unnatürlichen Bedingungen gewonnene Ergebnisse unseren Vorstellungskreis beherrschen.

Wir haben betont, wie zahlreich die Kettenreaktionen sind, die bei der Muskelkontraktion in Gang kommen. Wir kennen noch weitere Beobachtungen, die uns darauf aufmerksam machen, daß jede einzelne Phase des Geschehens bei der Tätigkeit des Muskelgewebes in mehrfacher Hinsicht von Bedeutung ist. So ist unter anderem die Beobachtung von größter Bedeutung, daß Phosphationen seine

[1]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 11. —

Leistung erhöhen. Es ist dies einerseits aus Versuchen am ausgeschnittenen Muskel, der in Phosphat enthaltender *Ringer*-Lösung Arbeit leistete[1]) und andererseits aus Beobachtungen an Menschen und Tieren, deren Arbeitsleistungen und insbesondere deren Ermüdbarkeit mit und ohne Phosphatzufuhr festgestellt wurde[2]), geschlossen worden. Was die letzteren Befunde anbetrifft, so dürfte die Zufuhr von Phosphorionen zunächst in dem Sinne günstig wirken, als durch sie der Verlust an solchen — vgl. hierzu S. 307 — gedeckt wird. Es sprechen manche Beobachtungen und namentlich der erwähnte Befund am isolierten Muskel dafür, daß das Phosphorion außerdem noch günstig auf die Muskelleistung einwirkt. Weiter interessiert uns in hohem Maße, daß Auf- und Abbau des Laktazidogens durch bestimmte Ionen beeinflußt werden können, wobei die Frage offen bleibt, ob eine direkte Beeinflussung des Vorganges vorliegt oder aber, ob sie durch Veränderung des Milieus — z. B. Änderung des Zustandes kolloider Teilchen — wirksam werden. Es steigt die Abspaltung von Phosphorsäure in der Reihe $NaCl < NaBr < NaNO_3 < NaJ$, $NaSCN$ an[3]),[4]) (vgl. auch S. 226). Bemerkenswert ist, daß Fluorionen die Zerlegung von Laktazidogen hemmen[5]). Ferner erhält im Zusammenhang mit der Feststellung, daß Chlorionen den Abbau der genannten Verbindung in besonders hohem Maße begünstigen, die Beobachtung eine ganz besondere Bedeutung, daß beim Einsetzen des Kontraktionsvorganges solche in den Muskel einwandern[6]). Alle diese Befunde eröffnen neue Ausblicke in Beziehungen, die fortlaufend durch die bei der Ausbildung des Kontraktionsvorganges entstehenden Zustandsänderungen und die sie bedingenden und mit ihnen verknüpften Reaktionen herbeigeführt werden. Auch Kationen beeinflussen das Gleichgewicht Milchsäure + Phosphorsäure $\rightleftarrows$ Laktazidogen. Kalziumionen sollen den Aufbau und Magnesiumionen den Abbau der letzteren Verbindung begünstigen[7], [8]). Nun wird der Auf- und Abbau des Laktazidogens durch Fermente bewirkt. Die erwähnten Ionenwirkungen, die an ganzen[9]) und an zerkleinerten Muskeln und im Muskelpreßsaft[10]) festgestellt werden konnten, dürften auf eine irgendwie geartete Beeinflussung des Fermentvorganges zurückzuführen sein, sei es, daß

---

[1]) *G. Neugarten: Pflügers* Archiv. **175**. 94 (1919). — [2]) *G. Embden, E. Grafe* u. *E. Schmitz:* Z. f. physiol. Chemie. **113**. 67 (1921). — *H. Herxheimer:* Klin. Wochenschr. **1**. 480 (1922). — [3]) *G. Embden* u. *E. Lehnartz:* Z. f. physiol. Chemie. **134**. 243 (1924). — [4]) Vgl. hierzu auch die Beobachtung, daß Muskeln, die in isotonischer Rohrzuckerlösung ihre Erregbarkeit eingebüßt haben, sich in Lösungen bestimmter Ionen rascher als in solchen anderer erholen. Vgl. hierzu *C. Schwarz: Pflügers* Archiv. **117**. 161 (1907). — [5]) *G. Embden* u. *E. Lehnartz:* Z. f. physiol. Chemie. **134**. 264. (1924). — *A. Abraham* u. *P. Kahn:* Z. f. physiol. Chemie. **141**. 175 (1924). — *G. Embden* u. *H. Hentschel:* Biochem. Z. **156**. 343 (1925). — *Fl. Beattie* u. *T. H. Milroy:* J. of physiol. **60**. 379 (1925). — *O. Meyerhof:* Biochem. Z. **187**. 462 (1926). — [6]) *G. Embden* u. *H. Lange:* Z. f. physiol. Chemie. **130**. 350 (1923). — [7]) *H. Lange:* Z. f. physiol. Chemie. **137**. 105 (1924). — Vgl. einen gegenteiligen Befund bei *O. Meyerhof:* Biochem. Z. **187**. 462 (1926). — [8]) Vgl. über die kombinierte Wirkung von Ionen auf die Laktazidogenbildung; *G. Embden, M. Kahlert* u. *H. Lange:* Z. f. physiol. Chemie. **141**. 254 (1924). — [9]) *H. Lange* u. *M. E. Mayer:* Z. f. physiol. Chemie. **141**. 181 (1924). — [10]) *G. Embden* u. *C. Haymann:* Z. f. physiol. Chemie. **137**. 154 (1924). — *H. I. Deuticke:* Z. f. physiol. Chemie. **141**. 220 (1924).

die Bedingungen, die für eine bestimmte Wirkung der in Frage kommenden Fermente notwendig sind, durch sie geschaffen werden, sei es, daß durch Veränderung der Durchlässigkeit von innerhalb der Muskelzelle vorhandenen, durch kolloide Teilchen geschaffenen, Fermente und Substrate trennenden Abgrenzungen verändert und so das Verhältnis der beiden genannten Komponenten zueinander im Sinne einer Steigerung oder Hemmung des Abbaues bzw. des Aufbaues verschoben wird. Es läßt sich zur Zeit nicht mit Gewißheit aussagen, worauf die Wirkung der einzelnen Ionen beruht, auch nicht, ob sie den Fermentvorgang direkt oder indirekt beeinflussen. Man hat aus dem Umstande, daß Anionen und Kationen je nach ihrer Art den kolloiden Zustand in bestimmter Weise beeinflussen, geschlossen, daß die Wirkung auf den genannten Fermentvorgang auf einer Veränderung, z. B. von im Muskelzellinhalt befindlichen Eiweißteilchen, beruhen könnte. So reizvoll dieser Gedanke auch ist, so muß doch mit allem Nachdruck betont werden, daß eine Verallgemeinerung von Beobachtungen an Modellen vorliegt, für die wohl eine gewisse Wahrscheinlichkeit spricht, für die jedoch der eindeutige Beweis noch aussteht[1]). Erwähnen möchten wir noch, daß der Muskel im ermüdeten Zustand eine deutlich herabgesetzte Fähigkeit der Bildung von Laktazidogen aufweist, die mit der Erholung mehr und mehr normalen Verhältnissen Platz macht[2]).

Schließlich ist noch die wichtige Frage aufgetaucht, ob sich im gesamten Komplex aller jener Vorgänge, die mit der Muskelverkürzung oder -verlängerung (Erschlaffung) zusammenhängen, bestimmte Teilprozesse in Beziehung zu bestimmtem Stoffwechselgeschehen bringen lassen. So ist z. B. aus der unmittelbar mit dem Beginn der Kontraktion zusammenfallenden Zunahme an Phosphorsäure[3]) geschlossen worden, daß diese bei der Auslösung des Kontraktionsvorganges beteiligt sei, und zwar mittels Verschiebung der Wasserstoffionenkonzentration. Der Milchsäure ist die Funktion, den Kontraktionsvorgang zu unterhalten, zuerkannt worden, doch vermögen die vorliegenden Befunde zur Zeit noch keine Gewißheit darüber zu geben, ob diese Annahme zutrifft.

---

[1]) Vgl. hierzu die wichtigen Beobachtungen von *O. Meyerhof:* Biochem. Z. **187**. 462 (1926). — [2]) Vgl. *G. Embden* u. *J. Jost:* Deutsche med. Wochenschr. **51**. 636 (1925). — [3]) Vgl. *G. Embden* u. *H. Lawaczeck:* Biochem. Z. **127**. 181 (1922). — *G. Emden, H. Hirsch-Kauffmann, E. Lehnartz* u. *H. I. Deuticke:* Z. f. physiol. Chemie. **151**. 209 (1926). — Vgl. auch *O. Meyerhof:* Naturwissenschaften. Dezember 1924.

Vorlesung 13.

Die Funktionen der Muskulatur

(Fortsetzung).

Die energetischen Vorgänge in der anaëroben und aëroben Phase der Muskeltätigkeit. Mechanischer Wirkungsgrad des Muskels. Ermüdung. Der Tonuszustand der glatten Muskulatur.

Wir haben kennengelernt, daß die Phase der Tätigkeit des Muskels und diejenige der Erholung durch bestimmte Vorgänge, die seinen Stoffwechsel und seinen ganzen physikalischen Zustand betreffen, charakterisiert sind. Es sind reversible Prozesse, die das ganze Geschehen beherrschen. Sie vollziehen sich rasch und vollständig, solange sich nicht jener Zustand geltend macht, den wir allgemein als Ermüdung bezeichnen. In ihm bilden sich Zustandsänderungen an im kolloiden Zustand befindlichen Teilchen aus, zu deren Rückbildung je nach ihrem Grade mehr oder weniger Zeit erforderlich ist. Es sind die Gleichgewichte über ein gewisses Maß hinaus nach der einen Seite hin verschoben, ja es kann sich sogar bei einem hohen Grad der Ermüdung ein irreversibler Zustand in Gestalt einer Kontraktur ausbilden. Unter gewöhnlichen Verhältnissen wird der Anstoß zur Auslösung einer Erregung vom Nerven aus übermittelt. Jede einzelne Muskelfaser, die in Kontraktion gerät, wird über die S. 9 geschilderte, Nerv und Muskel miteinander verknüpfende Organisation aus dem ruhenden in den tätigen Zustand versetzt. Es setzen Umstellungen, über die uns das Auftreten der Erregungsströme Nachricht gibt, ein. Wir haben alle Ursache anzunehmen, daß gleiche oder doch entsprechende Ionenkonzentrationsverschiebungen und Zustandsänderungen an Zellgrenzschichten zustande kommen, wie im Zustand der Erregung im Nerven. Es setzt der Zerfall von Laktazidogen ein. Dieser von Fermenten geleitete Vorgang vollzieht sich offenbar innerhalb der Fibrillen. Es kommt zur Bildung von Phosphorsäure und von Milchsäure. Damit ist die Auslösung des Überganges der Ruhelage des Muskels in den Zustand der Tätigkeit gegeben. Es fehlt noch die Kenntnis jenes Vorganges, der den Abbau des Laktazidogens in die Wege leitet. Es ist wohl möglich, daß die erhöhte Permeabilität, die den Erregungszustand begleitet, dabei eine Rolle spielt, und zwar dadurch, daß bestimmte Ionen — insbesondere kommen Chlorionen in Betracht — in die Muskelfasern eindringen. Einstweilen können wir nur zum Ausdruck bringen, daß ein Zustand geschaffen wird, unter dessen Bedingungen der Abbau der genannten Verbindung eine Förderung erfährt. Mit dem stofflichen Geschehen ist das energetische gepaart. Wir haben bereits betont, daß die Bildung von Milchsäure aus dem

Hexosemolekül mit Infreiheitsetzung von Energie verläuft. Weiterhin haben wir erfahren, daß gebildete Milchsäure zum Aufbau von jenem Material Verwendung finden kann, von dem aus jene Säure wieder durch Abbau hervorgeht. Dieser Vorgang ist endotherm. Die dazu erforderliche Energie wird durch Oxydation von Milchsäure geliefert. Unsere Aufgabe ist es nun, sowohl den exothermen als den endothermen Prozeß in quantitativer Hinsicht aufzuklären.

Betrachten wir zunächst den ersten Vorgang. Es wird dabei Glykogen zerlegt bzw. Hexosephosphorsäure in Phosphorsäure und Milchsäure gespalten. Die Abspaltung der ersteren Säure verläuft mit einer sehr geringen Wärmetönung[1]). Sie kann in der hier zu betrachtenden Energiebilanz vernachlässigt werden. Ein Teil der gebildeten Phosphorsäure wird schon in der anaëroben Phase der Muskeltätigkeit wieder an Hexose gebunden. Ein anderer Teil geht in die Blutbahn über und gelangt durch die Nieren zur Ausscheidung. Was nun die Bildung von Milchsäure anbetrifft, so können wir sie durch die folgende Formel zur Anschauung bringen:

$$\underset{}{{}^1/_n\ \underbrace{(C_6H_{10}O_5)_n}_{162}} + \underbrace{H_2O}_{18} = 2\ \underbrace{C_3H_6O_3}_{90}.$$

Auf Grund dieser Formel gilt es nun, die in Frage kommenden Energiequantitäten zu berechnen. Zunächst mußte der Energiewert des Glykogens genau festgestellt werden. Er ist für wasserfreies Kohlenhydrat pro Gramm zu 4238 Kalorien[2]) und für Glykogenhydrat pro Gramm zu 3793 Kalorien und für gelöstes Glykogen (0·9 *g*, entsprechend 1 *g* Glykose) zu 3782 Kalorien festgestellt worden[3]). Ferner liefert 1 *g* Milchsäure im verdünnten Zustand 3603 Kalorien und im konzentrierten 3615[4]). Im Muskelgewebe haben wir es einerseits mit hydratisiertem und gequollenem Glykogen und andererseits mit verdünnter Milchsäure zu tun. Deshalb interessieren uns die für beide Substanzen im genannten Zustand gewonnenen Werte am meisten. Es sind für das gequollene und hydratisierte Glykogen etwa 3785 Kalorien und für die verdünnte Milchsäure 3603 Kalorien in Rechnung zu setzen. Es beträgt somit der thermochemische Unterschied rund 180 Kalorien.

Die Versuchsanordnung zur Prüfung der Frage, ob der in der anaëroben Periode sich vollziehende Vorgang der Milchsäureabspaltung aus Kohlenhydrat die bei der Muskeltätigkeit aufgewandte Energiemenge zu decken vermag, ist eine gegebene. Es gilt nebeneinander die gebildete Milchsäure und die Wärmeentwicklung zu bestimmen und dann zu vergleichen[5]), ob der erwähnte Spaltungsvorgang zu Energiewerten führt, die der letzteren entsprechen. So klar umschrieben die Fragestellung und die zu ihrer Beantwortung erforderliche Versuchsanordnung auch

---

[1]) Vgl. hierzu Physiologische Chemie I, S. 481. — [2]) Alle Kalorienwerte bedeuten Grammkalorien. — [3]) Vgl. hierzu *Stohmann:* J. f. prakt. Chemie. **50** (2). 385 (1894). — *Emery* u. *Benedict:* Americ. j. of physiol. **28**. 301 (1911). — *W. K. Slater:* J. of physiol. **53**. 163 (1923); Biochem. j. **18**. 621 (1924). — *R. Meier* u. *O. Meyerhof:* Biochem. Z. **150**. 233 (1924). — [4]) *Emery* u. *Benedict:* Americ. j. of physiol. **28**. 301 (1911). — *Ginsberg:* Inaug.-Diss. Braunschweig 1923. — [5]) *A. V. Hill:* J. of physiol. **44**. 466 (1912). — *Peters:* J. of physiol. **47**. 243 (1913). — *O. Meyerhof: Pflügers* Archiv. **182**. 232 (1920); **195**. 22 (1922); **204**. 295 (1924).

ist, so erforderte doch die eindeutige Beweisführung viele Vorarbeiten. Es galt die Milchsäurebestimmung zu einer exakten zu gestalten und ferner zu verhindern, daß Sauerstoff einen Teil der gebildeten Milchsäure beseitigt. Ebenso mußte ausgeschlossen werden, daß solche auf andere Weise aus dem Muskel entfernt wird, oder aber es mußte im letzteren Falle die Menge der z. B. aus ihm hinausdiffundierten Milchsäuremenge genau bestimmt werden. Das Ergebnis der in der genannten Richtung durchgeführten Untersuchungen steht aus naheliegenden Gründen nicht in Einklang mit der oben angestellten Berechnung jener Energiemenge, die zur Verfügung gestellt wird, wenn eine bestimmte Menge Kohlenhydrat eine entsprechende Milchsäuremenge innerhalb des Muskelgewebes liefert. Wir haben es eben im Muskellzellinhalt nicht nur mit dem Vorgang der Kohlenhydratspaltung zu tun, vielmehr kommen noch Neutralisationsvorgänge und Zustandsänderungen hinzu. Es wurden pro Gramm gebildeter Milchsäure z. B. 385 Kalorien gefunden. Diese Energiemenge setzt sich aus den folgenden Anteilen zusammen: 1. Übergang von gequollenem Glykogen in konzentrierte Milchsäure (am Ort ihrer Bildung!) = 170 Kalorien. 2. Verdünnungswärme der Milchsäure = 14 Kalorien. 3. Reaktion der Milchsäure mit dem in der Muskelzelle vorhandenen Biphosphat und Bikarbonat = 5 Kalorien und Entionisierungswärme von Eiweiß des Muskels = 105 Kalorien. Hierzu ist zu bemerken, daß, wie schon S. 237 und 316 angeführt, das Wasserstoffion der Milchsäure mit dem vorhandenen Alkaliprotein in Reaktion tritt[1]). Für die genannten drei Anteile an der gesamten Wärmebildung — bezogen auf die Vorgänge, die sich an die Bildung von 1 *g* Milchsäure anschließen — haben wir bestimmte Anhaltspunkte. Ferner sind an Modellversuchen entsprechende Befunde erhoben worden. Rechnet man die erwähnten Energiemengen zusammen, dann ergeben sich 294 Kalorien. Somit verbleiben noch rund 90 Kalorien, die durch die erwähnten Vorgänge nicht gedeckt sind. Es ist daran gedacht worden, daß die Veränderung des Zustandes der entionisierten Eiweißteilchen, die bei diesem Vorgang dehydriert werden, den verbliebenen Rest an Energie bedingen könnte[2]).

Die vorliegende von *O. Meyerhof* durchgeführte Berechnung der Verteilung der bei der Muskelkontraktion in der anaëroben Phase frei werdenden Wärme auf bestimmte Einzelvorgänge bedeutet natürlich nur einen annähernden Überschlag. Es können noch weitere Reaktionen in Frage kommen, die in dem sehr mannigfaltigen Geschehen innerhalb des Muskelzellinhaltes ablaufen, jedoch dürfte ihr Anteil am gesamten energetischen Prozeß kaum in Betracht fallen. Wir dürfen dennoch nicht ruhen, bis wir die Energiebilanz restlos auf eine sichere Grundlage stellen können, weil jeder auch noch so kleine und energetisch vielleicht fast bedeutungslose Vorgang unseren Einblick in das dem Kontraktionsvorgang zugrunde liegende Geschehen vertiefen kann. Es

[1]) Vgl. auch *S. Andrews:* J. of physiol. **59.** XIII (1924). — [2]) Vgl. hierzu die Diskussion zwischen *G. Embden* u. *O. Meyerhof: G. Embden:* Klin. Wochenschr. **3.** 1393 (1924). — *G. Embden, Hirsch-Kauffmann* u. *H. J. Deuticke:* Z. f. physiol. Chemie. **151.** 209 (1925). — *O. Meyerhof* u. *K. Lohmann: Pflügers* Archiv. **210.** 790 (1925); Biochem. Z. **168.** 143 (1926). — *Julius Suranyi: Pflügers* Archiv. **214.** 228 (1926).

sei in dieser Beziehung auf die große Bedeutung der Feststellung hingewiesen, daß Alkaliprotein für die Neutralisation des mit der Entstehung von Milchsäure in Erscheinung tretenden Wasserstoffions zur Verfügung steht. Wir erkennen in dieser Einrichtung eine wichtige Maßnahme zur Aufrechterhaltung einer innerhalb bestimmter Grenzen verbleibenden Wasserstoffionenkonzentration[1]).

Es verbleibt nunmehr noch jener Anteil an den energetischen Vorgängen zu verfolgen, der sich in der Erholungsperiode vollzieht[2]). Wir haben bereits erfahren, daß ein Teil der vorhandenen Milchsäure zur Oxydation gelangt, wobei die dabei frei werdende Energie zum Aufbau von Kohlenhydrat aus der übrigen Milchsäure dient. Diese Annahme wird einerseits dadurch gestützt, daß der Sauerstoffverbrauch hinter jener Sauerstoffmenge zurückbleibt, die erforderlich wäre, um die gesamte vorhandene Milchsäure in Kohlensäure und Wasser zu verwandeln. Andererseits steht sie in Einklang mit der beobachteten Wärmeentwicklung. Wir dürfen die Vorgänge in der Erholungsperiode natürlich nicht nur vom Gesichtspunkt der Rückbildung von Kohlenhydrat betrachten, vielmehr müssen wir im Auge behalten, daß alle jene Kettenreaktionen, die wir als für den Kontraktionsvorgang wesentlich kennengelernt haben, in umgekehrter Richtung verlaufen müssen, damit der Ausgangszustand des Muskelzellinhaltes wieder erreicht wird. Mit dem Verschwinden von Milchsäure kommt es zur Rückbildung des Alkaliproteins. Auch die übrigen Puffersubstanzen, die zur Aufrechterhaltung einer bestimmten Reaktion in Anspruch genommen waren, stehen erneut für den gleichen Zweck zur Verfügung. Jeder einzelne Vorgang, der mit Energieentwicklung verlaufen ist, bedarf bei der Umkehrung der Reaktion der Energiezufuhr und umgekehrt. Auch die mit der Rückbildung von Alkaliprotein vor sich gehende Veränderung des Zustandes der Eiweißteilchen muß berücksichtigt werden. Auch mechanische Momente, wie die Veränderung der Form der einzelnen Muskelfasern und auch die Beanspruchung des Bindegewebes u. s. w. kommen in Betracht.

Hervorheben möchten wir noch, daß ohne Zweifel der Umfang jenes Vorganges, der sich in der Erholungszeit vollzieht und zur Rückbildung von Kohlenhydraten, d. h. zur Speicherung von Energie führt, je nach dem Zustand des Muskels ein verschiedener ist. Er dürfte vor allem bei Ermüdung weniger wirkungsvoll sein, als wenn der Muskel noch frisch ist.

Es ist von der größten Bedeutung, daß es noch auf einem anderen Wege geglückt ist, die im Muskel sich vollziehenden energetischen Geschehnisse zu verfolgen. Es ist dies die direkte Bestimmung der Wärmebildung mittels der Thermosäule. Mit ihrer Hilfe konnte die Wärmeentwicklung, ausgehend vom Ruhezustand, dessen Energieumsatz allerdings wegen des von Augenblick zu Augenblick zu geringfügigen Ausmaßes des vor sich gehenden energetischen

[1]) Vgl. hierzu *Verzàr:* Arch. néerl. de physiol. **7**. 68 (1922). — *Ritchie:* J. of physiol. **56**. 53 (1922). — *O. Meyerhof* u. *K. Lohmann: Pflügers* Archiv. **210**. 790 (1925). — [2]) *O. Meyerhof: Pflügers* Archiv. **182**. 284 (1920). — Vgl. auch *J. Parnas:* Zbl. f. Physiol. **30**. 1 (1915).

Geschehens mit der genannten Methode nicht bestimmt werden kann, in allen Stadien des Kontraktions- und Erschlaffungszustandes verfolgt werden. Die erhaltenen Ergebnisse haben wir zum Teil schon mehrfach (vgl. S. 315) erwähnt. Sie haben Anhaltspunkte für eine weitgehende Auflösung des gesamten energetischen Geschehens in Teilfunktionen gegeben. Die Anwendung von Thermosäulen gestattet, jeden einzelnen Zustand des Muskelgewebes, soweit er mit der Kontraktions- und Erholungsphase zusammenhängt, für sich zu betrachten. So läßt sich zunächst feststellen, welchen Einfluß die passive Dehnung und Entspannung des ruhenden Muskels auf die Wärmebildung hat. Wird ein lebender oder toter Muskel gedehnt, dann erwärmt er sich. Bei der Entspannung folgt Abkühlung und im Anschluß daran wieder Erwärmung. Der in Erscheinung tretende Wärmeüberschuß hängt mit dem Umstande zusammen, daß der ausgeschnittene Muskel, wie wir es S. 228 geschildert haben, nicht vollkommen in seine Ausgangslage zurückkehrt. Die Dehnung führt zu Veränderungen der inneren Struktur des Muskels, die nicht ganz ausgeglichen werden. Wäre das der Fall, d. h. stünden Dehnung und Erschlaffung im Verhältnis der vollkommenen Reversibilität zueinander, dann müßten sich Erwärmung und Abkühlung entsprechen. Interessant ist, daß der tätige Muskel ein anderes Verhalten zeigt, als der ruhende. Es geht nämlich seine Verkürzung mit einer Entwicklung und seine Verlängerung mit einer Absorption von Wärme einher[1]). Wir können die am ausgeschnittenen Muskel festgestellten thermoelastischen Wirkungen nicht auf die in unserem Organismus vor sich gehenden Funktionszustände der Muskulatur übertragen[2]). Die Bedingungen, unter denen die Muskeln Länge und Spannung in situ verändern, sind andere und viel kompliziertere, als sie im Modellversuch verwirklicht sind. In der Tat hat sich gezeigt, daß es zur Zeit nicht möglich ist, jene Energiemenge, die den thermoelastischen Erscheinungen entspricht, in die Energiebilanz des tätigen Muskels einzureihen. Es ist jedoch wichtig, zu wissen, daß mit diesem Posten zu rechnen ist[3]).

Der zeitliche Verlauf der Wärmeentwicklung ist mit Hilfe der Thermosäule bei Einzelzuckungen und auch beim Tetanus verfolgt worden, und zwar sowohl bei isotonischer als auch bei isometrischer Kontraktion[4]). Bei der letzteren liegen die Verhältnisse am einfachsten, weil sich bei ihr mit Ausnahme einer geringfügigen Veränderung der Länge nur die Spannung ändert. Diese können wir genau bestimmen und mit ihr die Wärmebildung in Beziehung setzen. Es zeigte sich[5]), daß mit der

---

[1]) *Fenn:* l. c. Zitat [4]), S. 290. — [2]) *A. V. Hill* u. *W. Hartree:* Philosoph. transact. of the royal soc. of London. **210** (B). 153 (1920). — *A. V. Hill:* Die Naturwissenschaften. **12**. 517 (1924). — [3]) Vgl. zum Problem der sog. Extrawärme auch *Fenn:* J. of physiol. **58**. 135, 343 (1923/24). — *Azuma:* Proceed. of the royal soc. of London. **96**. 338 (1924). — [4]) Vgl. hierzu auch *Helmholtz:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 144 (1848). — *Heidenhain:* Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz bei der Muskeltätigkeit. Leipzig 1864. — *A. Fick:* Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskeltätigkeit. Leipzig 1882; Myothermische Untersuchungen. Wiesbaden 1889. — [5]) Vgl. *W. Hartree* u. *A. V. Hill:* J. of physiol. **54**. 84 (1920).

Zunahme der Spannung die Wärmeentwicklung ansteigt. Ferner ist festgestellt, daß ein Teil der während der isometrischen Dauerkontraktion in Erscheinung tretenden Wärme gleich in ihrem Beginn auftritt. Diese Phase entspricht wahrscheinlich jenem Stadium des Stoffwechsels des Muskels, in dem es zur Milchsäurebildung kommt. Dann folgt eine weitere Wärmeentwicklung, die zur Aufrechterhaltung der Spannung dient[1]). Endlich folgt nach einem kurzen Intervall eine weitere Wärmeproduktion im Anschluß an die Erschlaffung des Muskels. Dieser letztere Anteil an der gesamten Wärmebildung hängt sehr wahrscheinlich mit der Umstellung der im Tätigkeitszustand geschaffenen physikalisch-chemischen Konstellation des Muskelzellinhaltes in diejenige des Ruhezustandes zusammen. Diese ganze Phase der Wärmebildung — sie ist initiale Wärmebildung genannt worden — fällt in die anaërobe Phase des Muskels. Es ist von besonderem Interesse, daß nach eingetretener Erschlaffung des Muskels auch ohne Sauerstoffzufuhr Vorgänge einsetzen, die dem Ausgangszustand des Muskelzellinhaltes zustreben und mit Wärmeentwicklung verknüpft sind[2]). Diese Wärmebildung ist anaërobe Restitutionswärme genannt worden. Sie beträgt etwa 25—30% der initialen Wärme. Steht Sauerstoff zur Verfügung, dann kommt es zu einer weiteren, etwa das Anderthalbfache der initialen Wärme betragenden Wärmeentwicklung[3]). Wir erkennen ohne weiteres in der anaëroben und aëroben Phase der Wärmebildung das den oben erwähnten Stoffwechselvorgängen entsprechende Verhalten. Wie wir wiederholt betont haben, stehen auch die Beobachtungen über den Sauerstoffverbrauch im ruhenden, tätigen und sich erholenden Muskel in voller Übereinstimmung mit dem erwähnten Befunde, wonach sich in der Erholungsphase oxydative Prozesse vollziehen. So wurde z. B. der Sauerstoffverbrauch eines in situ befindlichen M. gastrocnemius verfolgt. Es zeigte sich, daß während der Reizung die Geschwindigkeit der Sauerstoffaufnahme nicht erhöht ist. Sie nimmt erst nach der Reizung zu und bleibt dann längere Zeit über dem Niveau der Ruhephase[4]). Das Studium der Wärmeentwicklung bei isotonischer und isometrischer Kontraktion, bei Einzel- und Dauerkontraktionen und bei ersterer Versuchsanordnung bei verschiedener Belastung[5]) u. s. w., ferner die Erforschung des Einflusses einer verschieden großen Anfangsspannung[6]) auf die Wärmebildung u. s. w. haben zu Ergebnissen geführt, die alle in den Rahmen unseres derzeitigen Vorstellungskreises über das bei der Muskelkontraktion sich vollziehende Stoffwechsel- und energetische Geschehen hineinpassen.

---

[1]) Diese Periode fehlt bei der einfachen Zuckung. — [2]) *W. Hartree* u. *A. V. Hill:* J. of physiol. **56**. 367 (1922); **58**. 132 (1923). — [3]) Vgl. zu diesen ganzen Forschungen *A. V. Hill:* J. of physiol. **42**. 1 (1911); **46**. 28, 435 (1913). — *A. Weizsäcker:* J. of physiol. **48**. 396 (1924). — *A. V. Hill* u. *W. Hartree:* J. of physiol. **54**. 84 (1920); **55**. 133 (1921); **56**. 294 (1922). — *O. Meyerhof: Pflügers* Archiv. **191**. 145 (1921); **195**. 22 (1922). — *Doi:* J. of. physiol. **54**. 218, 335 (1921); **55**. 38 (1921). — *W. Hartree:* J. of physiol. **61**. 255 (1926). — [4]) Vgl. *Verzàr:* J. of physiol. **44**. 243 (1912). — Vgl. auch *Barcroft* u. *Kato:* Philosoph. transact. of the royal soc. London. **207**. 149 (1915). — [5]) Vgl. u. a. über Energieproduktion und Arbeitsleistung: *O. W. Fenn:* J. of physiol. **58**. 175, 373 (1923/24). — *W. Hartree:* J. of physiol. **60**. 269 (1925). — [6]) Vgl. hierzu *J. F. Fulton:* Proceed. of the royal soc. **96** (B). 475 (1924).

Von ganz besonderem Interesse sind Versuche an Menschen über den Umfang der Sauerstoffaufnahme während der Erholung von einer Arbeitsleistung. Es zeigte sich, daß bei nicht zu starker Ermüdung der Sauerstoffverbrauch rasch zum Ruhewert zurückkehrt[1]). Er wird innerhalb von etwa 10 Minuten erreicht. Bei länger dauernder Arbeit setzt der Prozeß der Erholung schon während derselben ein. Mit dem Beginn der Ermüdung zeigt sich ein Sauerstoffdefizit, das während nicht zu großer Arbeit bis zum Schlusse der Arbeitsleistung beibehalten wird. Es stellt sich somit ein Gleichgewicht ein, während dessen der Erholungsvorgang auf einem gewissen Niveau gehalten wird. Nach Schluß der Arbeitsleistung wird das Sauerstoffdefizit außerordentlich rasch ausgeglichen[2]). Bei großen Anstrengungen können sich Defizite an Sauerstoff von über 10 *l* ergeben. Über eine gewisse Dauer hinaus kann die Arbeitsleistung nicht getrieben werden. Es scheint, daß die Anhäufung von Säure im Muskel — Milchsäure und auch Phosphorsäure — einen Zustand schafft, der ihr ein Ziel setzt[3]). Die folgenden von *Hill*[4]) berechneten Zahlen geben einen Einblick in die Mengen an Milchsäure, die bei Arbeitsleistungen in Frage kommen. Er geht von der Annahme aus, daß bei einem Mann, bei dem der Erholungsvorgang gut funktioniert — es ist dies ein wichtiger Anteil des Erfolges der Übung bzw. des Trainierens, und zwar nimmt dabei die Geschwindigkeit der Beseitigung der Milchsäure zu[5]) —, das Verhältnis der oxydierten Milchsäure zur gesamten weggeschafften Milchsäure (vgl. hierzu S. 314, Fußnote [6]) $^1/_6$ beträgt. Von dieser Grundlage aus läßt sich die im beanspruchten Muskelgewebe am Ende der Arbeitsleistung vorhandene Milchsäuremenge berechnen. Es oxydieren 22·2 *l* Sauerstoff 30 *g* Milchsäure. Dieser Menge entspricht nach den gemachten Darlegungen eine Gesamtmenge an gebildeter Milchsäure von $6 \times 30 = 180\,g$.

[1]) Vgl. hierzu *Campbell, Douglas* u. *Hobson:* Philosoph. transact. of the royal soc. London. **210**. 1 (1920). — *Krogh* u. *Lindhard:* J. of physiol. **53**. 431 (1920). — *Lindhard:* Skand. Arch. f. Physiol. **11**. 145, 196 (1920). — *Lupton:* J. of physiol. **56**. Proceed. 17 (1922). — [2]) *A. V. Hill* u. *H. Lupton:* J. of physiol. **36**. Proceed. 32 (1922). — *A. V. Hill, C. N. H. Long* u. *H. Lupton:* Proceed. of the royal soc. **97** (B). 84 (1924). — *K. Furusawa, A. V. Hill, C. N. H. Long* u. *H. Lupton:* Ebenda. **97** (B). 155 (1924). — *K. Furusawa:* Ebenda. **98** (B). 65 (1925); **108** (A). 287 (1925); **99** (B). 155 (1926). — *C. N. Long:* Ebenda. **99** (B). 167 (1926). — [3]) Eine ganz eigenartige Erscheinung tritt bei auf kurzer Zeit zusammengedrängter maximaler Leistung auf. Sie wird namentlich beim Rudersport beobachtet. Es stellt sich in der Regel bereits am Ende der zweiten Minute ein Zustand der Erschöpfung ein. Es tritt Dyspnöe auf. Die Atmung ist tief und frequent. Die Zahl der Herzschläge ist stark gesteigert. Die Haut ist trocken. Es herrscht die Empfindung der Unmöglichkeit, weitere Muskeltätigkeit zu entfalten, vor. Wird dieses Stadium der Erschöpfung überwunden, dann erfolgt Schweißausbruch. Das Beklemmungsgefühl verschwindet und an seine Stelle tritt ein Gefühl relativen Wohlbefindens. Man hat die Phase des Versagens „toten Punkt" („second wind") genannt. Während ihres Bestehens arbeitet der Organismus unökonomischer als vorher und nachher. Nach Überwindung des toten Punktes sinkt der Stoffwechsel beträchtlich ab. Es ist wohl möglich, daß das sympathische Nervensystem beim Ausgleich des im toten Punkt vorhandenen gestörten Gleichgewichtes zwischen Abbau- und Aufbauvorgängen eingreift und es wieder herstellt. Vgl. hierzu *Kolb:* Beiträge zur Physiologie maximaler Körperleistungen. Berlin 1891. — *Wilhelm Ewig:* Z. f. d. ges. exper. Med. **51**. 874 (1926). Hier finden sich weitere Literaturhinweise. — [4]) *A. V. Hill:* Physiol. reviews. **2**. 310 (1922); Ergebnisse der Physiologie (herausgegeben von *Asher* u. *Spiro*). **22**. 325 (1923). — [5]) *Ernst Simonson* u. *Otto Riesser: Pflügers* Archiv. **215**. 743, 752 (1927). — Vgl. auch *Ernst Simonson:* Ebenda. **215**. 716 (1927).

10 *l* Sauerstoff — vgl. hierzu den oben angegebenen Wert für das bei großen Muskelanstrengungen auftretende Sauerstoffdefizit — entsprechen somit rund 80 *g* gebildeter und wieder entfernter Milchsäure. In einem anderen Falle wurde bei einer sehr großen Muskelanstrengung ein Sauerstoffdefizit von 5·5 *l* gefunden. Es war nach Abbruch der Arbeit in 20 Sekunden ausgeglichen. Jener Menge Sauerstoff entsprechen etwa 45 *g* Milchsäure. Nehmen wir an, es seien etwa 25 *kg* Muskeln zu der erwähnten Arbeitsleistung verwendet worden, dann gelangt man — unter der Voraussetzung, daß sie gleichmäßig auf das gesamte in Frage kommende Muskelgewebe verteilt ist — zu Werten an Milchsäure, die 0·32% betragen. Eine solche Konzentration an der genannten Säure würde also im Muskelgewebe nach beendigter Tätigkeit zugegen sein und nun rasch durch Sauerstoff entfernt werden. Wir erkennen am genannten Werte, daß er sich in einer Größenordnung bewegt, der wir auch beim Froschmuskel begegnen (vgl. S. 311), wenn wir diesen zur Arbeit bringen, ohne daß Sauerstoff den Erholungsvorgang herbeiführt, nur sind die Milchsäuremaxima bei diesem bei längerer Dauer der Tätigkeit noch größer, und zwar deshalb, weil beim in situ befindlichen Muskel fortlaufend Sauerstoff zur Verfügung steht und dadurch eine bestimmte Einstellung zwischen dem Grade der Sauerstoffzufuhr und der Milchsäurebeseitigung zu stande kommt, während beim ausgeschnittenen Muskel der Sauerstoff mehr oder weniger ganz fehlt. Was die Milchsäureentfernung anbetrifft, so müssen wir bei Muskeln, die sich in situ unter normalen Verhältnissen befinden, immer daran denken, daß andere Gewebe, wie z. B. die Leber, dabei mitwirken können. Vor allem besteht auch die Möglichkeit, daß ruhende Muskulatur die ihr mit dem kreisenden Blute zugeführte Milchsäure zur Glykogensynthese verwertet[1]). In der Tat konnte gezeigt werden, daß Froschmuskeln, die mit Milchsäure und Sauerstoff enthaltender *Ringer*-Lösung durchspült oder in eine solche hineingelegt werden, unter starkem Sauerstoffverbrauch Glykogen bilden[2]).

Das erwähnte Sauerstoffdefizit bei Leistung größerer Arbeit dürfte zum Teil damit zusammenhängen, daß während der Dauerkontraktion zahlreiche Blutgefäße rein mechanisch mehr oder weniger abgesperrt sind. Darunter leidet die Sauerstoffversorgung Not. Erfolgt Erschlaffung, dann ist diese wieder umfassender durchführbar.

Es bedeutet eine große Vertiefung unserer Kenntnisse des Stoffwechselgeschehens in unseren Muskeln während der Arbeitsleistung und der Erholung, daß es geglückt ist, das Verhältnis verschwundener zu oxydierter Milchsäure auch beim Menschen festzustellen. Es war dafür die folgende Überlegung maßgebend[3]). Im Verlaufe schwerer Muskelarbeit und unmittelbar danach geht Milchsäure ins Blut über. Sie nimmt dabei Beschlag von in Form von Bikarbonat in diesem vorhandenem Alkali. Es kommt zur Austreibung von Kohlensäure[4]). Im Laufe der Erholung wird die

[1]) *Barr* u. *Himwich:* J. of biol. chem. **55**. 525 (1923). — *S. Janssen* u. *H. Jost:* Z. f. physiol. Chemie. **148**. 41 (1925). — [2]) *O. Meyerhof, K. Lohmann* u. *R. Meier:* Biochem. Z. **157**. 459 (1925). — [3]) Vgl. *H. Lupton* u. *C. N. H. Long:* J. of physiol. **57**. XLIV, LXVII (1923). — *A. V. Hill, C. N. H. Long* u. *H. Lupton:* Proceed. of the royal soc. **97** (B). 110 (1924). — *A. V. Hill* u. *C. N. H. Long:* Ergebnisse d. Physiol. (herausgegeben von *Asher* u. *Spiro*). **24**. 43 (1925). — [4]) Vgl. hierzu auch *M. v. Frey:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 533 (1885).

beschlagnahmte Alkalimenge wieder freigegeben. Es steht wiederum, wie zuvor, das Bikarbonat als Puffersubstanz zur Verfügung. Aus der Menge Kohlensäure, die im Blute gebunden werden kann, erkennen wir die Menge der entfernten Milchsäure. Da uns nun außerdem die Menge Sauerstoff bekannt ist, die in der Erholungsperiode mehr verbraucht wird, als in der gleichen Zeit in der Ruhephase Verwendung findet, so haben wir ein Maß für die oxydierte Milchsäure. Man kann auch in der Erholungsperiode den Milchsäuregehalt in unserem Blute direkt bestimmen[1]). Gefunden wurde das erwähnte Verhältnis (verschwundene Milchsäure zu oxydierter Milchsäure) zu 6·6 : 1.

In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß das ganze Problem der Ökonomie der Leistungen der Muskeln und die Möglichkeit sie innerhalb gewisser Grenzen zu heben, nicht nur von größter Bedeutung für die gewöhnliche Muskelarbeit und deren Ausgestaltung ist, vielmehr interessiert uns seine Erforschung auch vom Gesichtspunkt der verschiedenen Sportarten aus. Wir beobachten, wie durch systematische Übungen bis zu gewissen Grenzen immer größere Leistungen erzielt werden. Abgesehen davon, daß, wie wir später noch erfahren werden, Muskeln infolge vermehrter Beanspruchung hypertrophieren, und ferner Atmung und Kreislauf innerhalb gewisser Grenzen — die Atemgröße kann bis zu dem zehnfachen Wert bei Körperruhe und die Pulsfrequenz auf das Dreifache ansteigen — sich den gesteigerten Anforderungen anpassen, und endlich mehr und mehr nur jene Muskeln in möglichst zweckmäßiger Weise beansprucht werden, die für bestimmte Bewegungen unbedingt notwendig sind, erfolgt eine immer bessere Einstellung der im Muskelgewebe vor sich gehenden Einzelvorgänge, insbesondere im Gebiete der Ab- und Aufbauvorgänge. Vor allem wird die fortlaufend entstehende Milchsäure rascher unschädlich gemacht. Ferner wird die Alkalireserve des Blutes nicht über ein gewisses Maß hinaus eingeschränkt. Wir können durch die Feststellung des Sauerstoffdefizites, der Größe der Alkalireserve und der Raschheit des Ausgleiches des ersteren nach erfolgter körperlicher Anstrengung ein Urteil darüber abgeben, was das einzelne Individuum in dem Zustand, in dem es sich bei der Untersuchung befindet, an Höchstleistungen auszuführen vermag[2]). Die Atemtätigkeit, die Leistungsfähigkeit des Kreislaufsystems, das Anpassungsvermögen des Muskel- und darüber hinaus des Gesamtstoffwechsels, die Leistungen der Einrichtungen der Wärmeregulation u. s. w. setzen jenen Grenzen. Ermüdungserscheinungen zeigen den Abstieg vom Gipfel der möglichen Leistung an.

Wir haben wiederholt von dem Zustand der Ermüdung gesprochen (vgl. hierzu S. 273 ff.). Wir gingen von Beobachtungen aus, die am aus dem Körper entfernten Muskel gemacht worden sind, und stellten fest, daß nach einer anfänglichen Steigerung der Erregbarkeit (Erscheinung der Treppe)[3]) die den Einzelreizen folgenden Zuckungs-

---

[1]) *C. N. Long:* Proceed of the royal soc. **99** (B). 167 (1926). — [2]) Vgl. über einen Vergleich zwischen maximalen Muskelleistungen beim Sport und bei gewöhnlicher Arbeit *Max Rubner:* Sitzungsber. d. preuss. Akad. d. Wissensch. XXVII. 384 (1926). — [3]) Sie ist auch am in situ befindlichen Skelettmuskel des Menschen feststellbar. Vgl. *L. T. Brown* u. *W. W. Tuttle:* Americ. j. of physiol. **77**. 483 (1926).

höhen mehr oder weniger lange Zeit auf gleicher Höhe bleiben, bis dann ein Absinken derselben anzeigt, daß der Muskel sich nicht mehr unter den gleichen Bedingungen verkürzt, wie zuvor. Die Feststellung des Milchsäuregehaltes des Muskelgewebes ergibt eine Anhäufung derselben. Je nach den vorhandenen Bedingungen wird ein bestimmtes Milchsäuremaximum erreicht. Es bewirkt im Zustand des Muskelzellinhaltes Veränderungen, die auf die zur Durchführung der Muskelkontraktion erforderlichen Reaktionen hemmend einwirken. Es sind nun offenbar im Prinzip die gleichen Vorgänge, die auch im in situ befindlichen Muskel zur Ermüdung führen. Beim gesamten Organismus liegen die Verhältnisse insofern komplizierter, als auch das Zentralnervensystem in Mitleidenschaft gezogen werden kann. Vielleicht spielt dabei unter anderem die Milchsäure des Blutes eine Rolle und insbesondere die durch ihre Anwesenheit eingeschränkte Alkalireserve[1]). Es ist auch an die Möglichkeit gedacht worden, daß jene Stelle, an der Nerven- und Muskelfaser ihre Beziehung knüpfen, Sitz von Veränderungen sein könnte, die bewirken, daß die Tätigkeit des Muskelgewebes Störungen erfährt. Es könnte auch in diesem Falle die Milchsäure in Frage kommen. Der Umstand, daß die Erregungsströme ermüdeter Muskeln sich anders verhalten — ihre Frequenz nimmt ab — als diejenigen nicht ermüdeter Muskeln ist in diesem Sinne gedeutet worden[2]).

Wir wollen uns an dieser Stelle nicht mit dem ganzen Komplex der Ermüdungserscheinungen befassen[3]). Sie sind außerordentlich mannigfaltig und greifen in weite Gebiete des gesamten Geschehens im Organismus ein. Wir vermögen zur Zeit noch nicht ein Bild der Ermüdung zu entwerfen, dessen Züge eine Einheit darstellen, vielmehr gleicht es einstweilen noch einem Mosaikbild, in dem die vorhandenen Lücken die Linienführung wohl vermuten, jedoch nicht bestimmt anzugeben gestatten. Es sei z. B. auf die früheren Erörterungen über die Funktionen der Nebennieren hingewiesen[4]). Wir erfuhren, daß bei Außerfunktionssetzung gewisser Anteile dieses Organes eine rasche Ermüdbarkeit in Erscheinung tritt. Ferner lernten wir Versuche an nebennierenlosen Ratten kennen, aus denen bestimmte Beziehungen der Nebenniere zum Muskelgewebe hervorgehen. Es liegen ferner Beobachtungen folgender Art vor[5]). Es wurde bei Katzen der M. tibialis anticus beider Seiten rhythmisch gereizt. Nun wurde der N. splanchnicus der einen Seite bei gleichzeitigem Verschluß der Nebennierenvene in Erregung versetzt. Es zeigte sich nur ein geringes Ansteigen der Zuckungshöhe bei fortgesetzter Reizung der genannten beiden Muskeln. Jetzt wurde die Blutbahn jener Nebenniere, deren zugehörige sympathische Nerven gereizt worden waren, freigegeben. Es zeigte sich nunmehr ein ganz bedeutendes Ansteigen der Verkürzungsgröße beider Mm. tibiales antici.

---

[1]) Vgl. hierzu Physiologie II, S. 33ff. — [2]) Vgl. *St. Cobb* u. *A. Forbes:* Americ. j. of physiol. **65**. 234 (1923). — Vgl. auch *Piper: Pflügers* Archiv. **129**. 145 (1909); Elektrophysiologie menschlicher Muskeln. Berlin 1912. — [3]) Vgl. die umfassende Darstellung des Problems der Ermüdung von *Arnold Durig:* Die Ermüdung. Alfred Hölder, Wien 1916. In diesem Werke finden sich zahlreiche Literaturangaben. — Vgl. auch *Emil Kräpelin:* Psychol. Arbeiten. **7**. 535 (1922). — [4]) Physiologie I, S. 254, 256. — Vgl. auch *G. Kühl: Pflügers* Archiv. **215**. 277 (1927). — [5]) *Ch. M. Gruber:* Americ. j. of physiol. **62**. 438 (1922).

Die Ermüdung der Muskulatur tritt bei verschiedenen Individuen bei gleicher Reizfolge und gleicher Reizstärke unter auch sonst gleichen äußeren Bedingungen verschieden früh ein. Auch bei ein und demselben Individuum finden sich zu verschiedenen Zeiten Verschiedenheiten. Durch Übung kann die Ermüdung hinausgeschoben werden, und zwar spielt dabei, wie wir bereits S. 327 mitgeteilt haben, eine raschere Beseitigung der Milchsäure eine Rolle. Vor allem hat die Einschaltung von Erholungspausen einen tiefgreifenden Einfluß auf die Ermüdbarkeit. Ihre optimale Auswahl vermag die Arbeitsleistungen stark in die Höhe zu treiben[1]). Forschungen in dieser Richtung sind von größter praktischer Bedeutung.

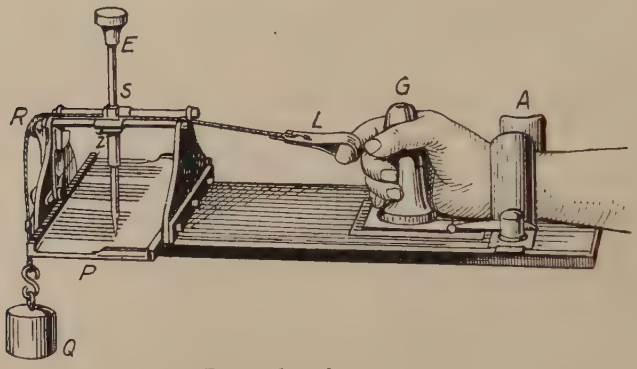
Wir können auf Grund unserer jetzigen Kenntnisse des Geschehens beim Kontraktions- und Erschlaffungsvorgang des Muskelgewebes manche Beobachtungen über Ermüdung einer Erklärung zugänglich machen[2]). Vor allem vermögen wir durch weitere Forschungen aus der Zahl der Möglichkeiten die eine oder andere auszuschließen oder aber zu beweisen, daß ein bestimmter Vorgang maßgebend ist. Die „Muskelmaschine" ist außerordentlich fein organisiert. In ein feinstes Netzwerk hinein ist eine visköse Masse eingelagert, deren Anteile im Ruhe- und Tätigkeitszustand in bestimmter Weise eingestellt sind. In der Erholungszeit geht der letztere in den ersteren über. Es unterliegt keinem Zweifel, daß der Zustand der Ermüdung sich nicht scharf von jenem trennen läßt, in dem sich äußerlich noch keine Anzeichen von Ermüdungserscheinungen nachweisen lassen. Nehmen wir den Fall einer längere Zeit beanspruchenden Dauerkontraktion. Es hat sich eine bestimmte Gleichgewichtslage eingestellt. Die sich bildende Milchsäure kann nicht mehr Schlag auf Schlag entfernt werden. Sie bleibt vielmehr in gewisser Konzentration liegen. Es fehlt an genügend Sauerstoff, um der sich bildenden Säure Herr zu werden[3]). Auch die Phosphorsäure kann in Erscheinung treten, d. h. auch sie wird nicht in vollem Umfang sofort nach ihrer Infreiheitsetzung zur Synthese verwendet. Wohl ist die Atmung lebhafter und vertiefter geworden, wohl arbeitet das Herz in Anpassung an die gestellten Anforderungen intensiver. Ferner haben sich die Blutgefäße des tätigen Muskelgewebes, wie schon oben erwähnt, erweitert. Die Anzahl der Kapillaren ist erhöht, kurz und gut, es ist eine ganze Reihe von Selbstregulationen in Gang gesetzt, um den erhöhten Stoffwechsel des Muskels zu befriedigen. Die möglichen Maßnahmen genügen jedoch auf die Dauer nicht. Es machen sich Einflüsse geltend, die die Blutzufuhr erschweren. Die verkürzte Muskulatur versperrt dem Blute zum Teil den Weg. Mit dem Ansteigen des Milchsäuregehaltes bilden sich vielleicht auch Zustände heraus, die den Oxydationsvorgängen nicht günstig sind. Es wird schließlich eine Milchsäure- und Phosphorsäurekonzentration im Muskelgewebe erreicht,

---

[1]) *Frederick Winslow Taylor:* Die Grundsätze wissenschaftlicher Betriebsführung. Übersetzt von *Rudolf Roesler.* R. Oldenburg, München u. Berlin 1922. — *Münsterberg:* Z. f. pädag. Psychol. 1 (1912). — Vgl. ferner *Ernst Simonson* u. *Ernst Riesser: Pflügers* Archiv. **215**. 743, 752 (1927). — [2]) Vgl. hierzu u. a. *O. Meyerhof* u. *K. Lohmann:* Biochem. Z. **168**. 128 (1926). — [3]) Vgl. über den Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration auf den Erholungsvorgang des Muskels: *W. Hartree* u. *A. V. Hill:* J. of physiol. **58**. 470 (1924).

die Zustände schafft, unter denen die Tätigkeit des Muskels Not leidet. Wir können uns ganz gut vorstellen, daß beim einen Individuum der Ablauf jener Kettenreaktionen, die zur Entfernung gebildeter Milchsäure unter Zurückgewinnung von Energiematerial führen, rascher und vollkommener vor sich geht, als bei einem anderen. Die ganze Reversibilität der in Frage kommenden Vorgänge kann im einen Falle unter besseren Bedingungen verlaufen als in einem anderen. Vielerlei Momente können bewirken, daß die chemodynamische Maschine die in ihrer Organisation an und für sich gegebenen Funktionsmöglichkeiten bald mehr oder weniger vollkommen ausschöpft. Das Wechselspiel zwischen Aufladung mit Energie und Entladung von solcher verläuft nicht immer gleich glatt. Wir wollen nicht darauf eingehen, daß die so außerordentlich feinen

Abb. 112.



Ergograph nach *P. Dubois*.

Umsetzungen, wie sie z. B. zwischen Alkaliprotein und Wasserstoffionen vor sich gehen, mit ihren Folgeerscheinungen zahlreiche Möglichkeiten von Störungen abgeben. Es erübrigt sich auch, zu erwähnen, daß ohne das nötige Energiematerial die Durchführung von Arbeit nicht möglich ist. Erwähnen wollen wir noch, daß auch die Regulation der Blutzufuhr zum Muskel gestört sein kann, und dadurch Störungen möglich sind. Ferner werden sich Veränderungen in der Zusammensetzung des Blutes in der Durchführung bestimmter Stoffwechselumsetzungen im Muskelgewebe auswirken können. Ist z. B. die Alkalireserve infolge Anwesenheit von Säuren, wie z. B. von β-Oxybuttersäure und Azetessigsäure, erniedrigt, dann kann das zur Folge haben, daß der Abtransport von Milchsäure aus dem Muskelgewebe leidet u. s. w.[1]). Diese Andeutungen mögen genügen, um darzutun, daß wir das Problem der Ermüdung bei Muskeln, die innerhalb des Organismus ihre Tätigkeit vollziehen, auf eine viel breitere Basis stellen müssen, als wenn wir den ausgeschnittenen Muskel vor

[1]) Vgl. hierzu Physiologische Chemie I, Vorlesung X und Physiologie II, Vorlesung 2.

uns haben. Er befindet sich unter Bedingungen, die den natürlichen nicht entsprechen. Versuche an ihm sind als wichtige Modellversuche zu betrachten. Ihre Ergebnisse dürfen wir jedoch nur unter Berücksichtigung der besonderen Verhältnisse auf in situ tätige Muskeln übertragen.

Es sind mancherlei Apparate ersonnen worden, um die Tätigkeit bestimmter Muskeln bzw. Gruppen von solchen bis zur Ermüdung verfolgen zu können. Ein solcher ist der Ergograph[1]). In Abb. 112 ist ein solcher für Zugbewegung des Fingers dargestellt. Seine Einrichtungen

Abb. 113.

Zwei von zwei verschiedenen Individuen aufgenommene „Ergogramme", die darlegen, wie verschieden die Ermüdung sich geltend macht. Die beiden Personen mußten alle zwei Sekunden ein Gewicht von 3 *kg* heben.

sind der Forderung angepaßt, soweit als nur möglich alle jene Muskeln auszuschalten, deren Leistungen man nicht zu prüfen gedenkt. Aus diesem Grunde wird, wie aus der Abb. 112 ersichtlich, der auf der Ulnarseite liegende Arm mit dem Handgelenk zwischen den beiden Stellbacken *A* fixiert. Mit Ausnahme des zu betätigenden Fingers umfassen die übrigen den verstellbaren Holzgriff *G*. Wir erkennen ferner die Schlaufe *L*, an der eine starke Schnur befestigt ist. Sie steht in

[1]) Vgl. hierzu *A. Fick: Pflügers* Archiv. **41.** 176 (1887). — *A. Mosso:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 89. (1890); Die Ermüdung. Leipzig 1892. — *A. Maggiora:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 191, 342 (1890). — *W. P. Lombard:* J. of physiol. **13.** 1 (1892); **14.** 97 (1893). — Vgl. Einrichtungen für den Arm bei *Treves:* Arch. ital. de biol. **30.** 1 (1898). — *O. Polimanti:* Z. f. biol. Technik u. Methoden. **2.** 184 (1912). — *Carl Tigerstedt:* Skand. Arch. f. Physiol. **30.** 299 (1913). — *E. Weber:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 385 (1914). — *F. Schenk: Pflügers* Archiv. **82.** 384 (1900). — *L. Schnyder: Pflügers* Archiv. **93.** 451 (1903).

Abb. 114. Reihen-Erholungsversuch. Belastung 5 *kg*, 5 Reihen zu je 50 Huben im Zwei-Sekunden-Takte mit je 1 Sekunde gehaltener Dauerkontraktion. Pausen 60, 50, 40, 30 Sekunden.

Verbindung mit der Schreibvorrichtung *ES*. Durch diese wird auf das auf der Schreibplatte *P* befestigte Papier die Verschiebung des Schreibstiftes aufgezeichnet. Von der Schreibvorrichtung, die, einem Schlitten gleich, auf zwei Stahlstangen gleitet, verläuft die Fortsetzung der erwähnten Schnur — sie ist am Schreibschlitten befestigt — über eine Rolle *(R)* nach unten. Sie trägt das an ihr befestigte Gewicht *(Q)*. Der Zeigfinger greift in die Lederschlaufe *L* und übt durch Beugung im zweiten Fingergelenk einen Zug aus. Es wird der Schreibschlitten nach hinten gezogen. Gleichzeitig wird das angehängte Gewicht gehoben. Man kann mit dieser Versuchsanordnung eine große Anzahl von Fragestellungen in Angriff nehmen[1]). Man läßt z. B. in regelmäßigen Zeitabständen das Gewicht heben. Jedesmal schreibt der Schreibstift, wie aus Abb. 112, S. 332, zu erkennen ist, einen Strich auf das untergelegte Schreibpapier. Dieses rückt automatisch ein Stück vor, sobald das Gewicht gesenkt wird. Man bemerkt, daß nach einiger Zeit die Striche kürzer ausfallen, bis schließlich trotz größter Willensanstrengung das Gewicht gar nicht mehr gehoben werden kann. Abb. 113[2]), S. 333, gibt einen solchen Versuch wieder. Man kann das Gewicht verschieden groß wählen und ferner die Pausen ändern u. s. w. Ferner kann man längere Erholungspausen einlegen und feststellen, wann das Gewicht wieder gehoben werden kann. In Abb. 114[3]) ist das Resultat eines derartigen Versuches dargestellt. Wir können dieses Forschungsgebiet hier nur in seinen Umrissen wiedergeben. Seine große, auch praktische Bedeutung leuchtet ohne weiteres ein.

Wir wollen uns nun noch einer der interessantesten Fragestellungen zuwenden, nämlich der Frage nach dem Wirkungsgrad bzw. Nutzeffekt des Muskelgewebes[4]). Es ist leicht verständlich, daß

[1]) Vgl. hierzu *A. Mosso:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 89 (1890). — *A. Maggiora:* Ebenda. 191 (1890). — *O. Zoth: Pflügers* Archiv. **111**. 391 (1906). — [2]) Entnommen: *A. Mosso:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 94 (1890). — [3]) Entnommen: *O. Zoth: Pflügers* Archiv. **111**. 391 (1906). — [4]) Vgl. hierzu auch Physiologische Chemie II, S. 646 ff.

es für diesen keinen allgemein gültigen Wert geben kann. Mannigfache Bedingungen innerer und äußerer Natur beeinflussen ihn[1]). Der Wirkungsgrad eines Muskels bzw. einer Muskelgruppe ist auf verschiedene Art und Weise bestimmt worden[1]). Er beträgt im Maximum etwa 30%[2]). Es ist dies ein Nutzeffekt, der denjenigen der von Menschenhand erbauten Maschinen ganz bedeutend übertrifft.

Wir haben nun erfahren, daß aktive Vorgänge den Muskel in seiner Länge und seiner Spannung verändern können. Wir haben weiterhin festgestellt, daß mit den entsprechenden Zustandsänderungen des Muskelgewebes energetisches Geschehen verknüpft ist. Es kann sich ganz und gar in der Hervorbringung von Wärme äußern. Es ist dies, wie wir S. 326 gesehen haben, z. B. während der Festhaltung des Zustandes der Dauerkontraktion der Fall. Es kann jedoch auch ein Anteil des gesamten Energieumsatzes zur Leistung von Arbeit Verwendung finden. Nun haben wir S. 231 ff. von einem Zustand der Muskeln gesprochen, bei dem eine bestimmte Länge und Spannung innegehalten wird, ohne daß es zu einem Energieverbrauch kommt. Der Stoffwechsel ist dabei nicht über den des Ruhezustandes gesteigert. Ferner zeigen sich keine Erscheinungen der Ermüdung. Die Passivität des ganzen Zustandes erhellt auch aus dem Ausbleiben von Erregungsströmen. Dieser ganze Zustand ist Tonus genannt worden. Wir haben uns bereits vielfach mit ihm beschäftigt. An dieser Stelle wollen wir uns etwas eingehender mit dem Wesen des Tonus befassen. Wir knüpfen dabei am besten an Beobachtungen an, die an der glatten Muskulatur erhoben worden sind und gehen dann zur Frage nach entsprechenden Erscheinungen bei der quergestreiften Muskulatur über.

Wir haben schon S. 265, 277 und 294 betont, daß die glatte und die quergestreifte Muskulatur sich in ihrem Verhalten Reizen gegenüber in mancher Hinsicht verschieden verhalten. Die Latenzzeit ist bei der ersteren eine größere und der Zuckungsverlauf stark verzögert. Wir erwähnten ferner (S. 228), daß auch die elastischen Eigenschaften der glatten Muskulatur andere als diejenigen der quergestreiften sind. Hierzu ist zu erwähnen, daß die erstere keine Einheit darstellt. So ist z. B. das Verhalten der Muskulatur der Ureteren in mancher Beziehung ein anderes als das der glatten Muskulatur anderer Organteile — z. B. des Darmkanals. Aber auch die quergestreifte Muskulatur zeigt, wie wir wiederholt (vgl. z. B. S. 223, 267 und 289) hervorgehoben haben, Verschiedenheiten. Es sei an die Besonderheiten der weißen und der roten Muskulatur erinnert und des Umstandes gedacht, daß unsere Skelettmuskeln beiderlei

[1]) Vgl. z. B. über den Einfluß der Geschwindigkeit der Verkürzung von Muskeln auf die maximale Arbeit: *A. V. Hill, C. N. H. Long* u. *H. Lupton:* J. of physiol. **58**. 334 (1924). — *H. S. Gasser* u. *A. V. Hill:* Proceed. of the royal soc. London., **96** (B). 398 (1924). — Vgl. über die Feststellung des Wirkungsgrades bzw. der maximalen Arbeitsleistung aus dem Spannungslängendiagramm: *A. V. Hill:* J. of physiol. **53**. Proceed. 88 (1920). — *O. Meyerhof: Pflügers* Archiv. **191**. 128 (1921). — *Y. Doi:* J. of physiol. **54**. 335 (1921); **55**. 38 (1921). — *H. Lupton:* J. of physiol. **57**. 68 (1922). — *O. Fenn:* J. of physiol. **58**. 175 (1923). — *H. Lupton* u. *A. V. Hill:* J. of physiol. **57**. 337 (1923). — *A. V. Hill, Lupton* u. *Long:* J. of physiol. **58**. 334 (1924). — *H. I. Gasser* u. *A. V. Hill:* Proceed of the royal soc. of London. **96** (B). 398 (1924). — [2]) An trainierten Menschen sind Wirkungsgrade von 25—28% gefunden worden. Vgl. *Benedict* u. *Cathcart:* Carnegie instit. public. No. 187 (1913).

Muskelfaserarten in verschiedenen Mengenverhältnissen aufweisen, womit mancherlei Besonderheiten im Verhalten der einzelnen Muskelarten zusammenhängen. Während bei der quergestreiften Muskulatur Längen- und ferner auch Spannungsänderungen als wesentlichste Funktionen erscheinen, sind es bei den glatten Muskeln Tonuseinstellungen, die ihre Funktionen hauptsächlich beherrschen. Mit dieser Gegenüberstellung ist zunächst nur ein quantitativer Unterschied in den Leistungen der verschiedenen Muskelarten zum Ausdruck gebracht. Ob auch ein solcher qualitativer Art vorliegt, läßt sich zur Zeit schwer entscheiden. In dieser Beziehung ist es von großer Bedeutung, daß sich beim glatten Muskel ähnliche Beziehungen zwischen der sich bei der Kontraktion entwickelnden Gesamtspannung und der Anfangsspannung ergeben haben[1]) wie beim quergestreiften Muskel (vgl. S. 283 und 294). Andererseits weist der letztere Erscheinungen des Tonus auf, die den beim glatten Muskel festgestellten in vieler Hinsicht ähnlich sind. Wirkt auf den glatten Muskel ein erfolgreicher Reiz ein, dann bemerken wir, wie eben betont, nach einer längeren Pause eine langsam sich vollziehende Kontraktion. Die angenommene Verkürzung bleibt lange Zeit bestehen. Es fehlt der rasche Wechsel zwischen Verkürzung und Wiederverlängerung, wie wir ihn in der Regel bei der quergestreiften Muskulatur beobachten. Es vollzieht sich die Abnahme der Verkürzung bei der glatten Muskulatur sehr langsam. Es verbleibt, wenn nicht ein besonderer Impuls eingreift, häufig ein Verkürzungsrückstand. Es kann jedoch, und das ist offenbar immer dann der Fall, wenn nicht eine besondere Einwirkung zu einer Wiederverlängerung des Muskels führt, der angenommene Zustand der Verkürzung erhalten bleiben. Bis zu seiner Erreichung waren aktive Vorgänge notwendig, zu seiner Innehaltung jedoch bedarf es keines Energieaufwandes und keiner besonderen Stoffwechselvorgänge. Der Muskel befindet sich im Ruhezustand. Er hat sich mit allen seinen Eigenschaften auf eine bestimmte Länge und Spannung eingestellt. Es liegt ein neues Gleichgewicht, angepaßt an die gerade vorhandenen Ansprüche, vor. Man kann von diesen Gesichtspunkten aus sagen, daß der glatte Muskel keine gegebene Größe darstellt, vielmehr hat er je nach seinem Tonuszustand eine andere physikalisch-chemische Struktur. Beim quergestreiften Muskel liegen die Verhältnisse insofern anders, als es für ihn einen, innerhalb der im Organismus gegebenen Verhältnisse bestimmten Erschlaffungszustand gibt, der allerdings, wie wir bald erfahren werden, auch durch bestimmte Einwirkungen beeinflußt ist, und nicht etwa einem völligen Nachlassen jeder Spannung entspricht. Wären wir imstande, die Zustände, die der glatten Muskulatur je nach dem vorhandenen Spannungszustand eigen sind, bildlich darzustellen — etwa so, wie wir die Struktur von Verbindungen durch Formeln versinnbildlichen —, dann hätten wir eine Fülle von in feinster Weise voneinander abweichender Zustandsformeln für ein und denselben glatten Muskel vor uns. Jeder Tonuszustand bedeutet ein besonderes physikalisch-chemisches Geschehen, das ohne Zweifel qualitativ gleichartig, jedoch quantitativ verschieden ist. Es kommen uns unsere außergewöhnlich dürftigen Kenntnisse jener Vorgänge, die den Kontraktions-

[1]) *R. J. Brocklehurst:* J. of physiol. **61**. 275 (1926).

und Verlängerungsvorgang bedingen und begleiten, und die den Tonuszustand herbeiführen, ganz besonders schmerzlich zum Bewußtsein, wenn wir den Versuch unternehmen, uns klar zu machen, was eigentlich das Wesen des Tonus ist. Wie kommen die veränderten physikalischen Eigenschaften zustande? Handelt es sich um eine feinste Einstellung des Quellungszustandes von im kolloiden Zustand befindlichen Teilchen? Haben diese eine bestimmte Orientierung, d. h. verändert sich ihr Volumen nur in bestimmter Richtung? Welches sind die Bedingungen, unter denen sich diese Veränderungen vollziehen? Sind es bestimmte Ionen, die sich geltend machen? Ist vielleicht das Wesentliche beim Tonuszustand, daß die Erschlaffung gehemmt ist?[1]) Alle diese Fragen können wir zur Zeit nicht eindeutig beantworten.

Dem glatten Muskel kommt keine bestimmte Ruhelänge zu, er kann vielmehr bei jeder Länge in Ruhe und auch in Tätigkeit sein, d. h. er kann bei bestimmter Länge einer von außen einwirkenden Kraft — z. B. einem angehängten Gewicht — aktiv das Gleichgewicht halten oder aber ihr passiv widerstehen. Wir bemerken, wie der glatte Muskel sich verkürzt und verlängert und ferner in Versteifung bzw. in Sperrung übergeht. Er kann bei jeder Länge innerhalb gewisser Grenzen jede beliebige Spannung und bei jeder Spannung — innerhalb gegebener Grenzen — jede beliebige Länge aufweisen. Der Befund, daß die glatte Muskulatur in hohem Maße befähigt ist, eine bestimmte Länge beizubehalten, erweckt den Eindruck, daß der Inhalt der Muskelfasern je nach den vorhandenen Anforderungen in eine neue Form gebracht werden kann. Diesem Umstande trägt die Bezeichnung „plastischer Tonus“ Rechnung[2]).

Wir haben schon S. 232 der Beobachtung gedacht, daß im Schließmuskel von Muscheln die Funktion der Muskelkontraktion und der Sperrung auf zwei verschieden aussehende Anteile desselben verteilt ist. In der weitaus größten Anzahl der Fälle ist eine solche Abgrenzung der genannten Leistungen nicht ohne weiteres feststellbar, d. h. ein und derselbe Muskel vollzieht die Längenveränderung und die Sperrung. Es schließt dies nicht aus, daß innerhalb des Muskelgewebes bzw. der einzelnen Muskelfasern beiderlei Funktionen von verschiedenen Gebilden durchgeführt werden.

Auch in unserem Organismus spielen Vorgänge der Sperrung glatter Muskulatur eine sehr große Rolle. Wir haben seinerzeit bei der Betrachtung der Weite der Blutgefäße[3]), der Bronchien und ihrer Verzweigungen[4]), der Funktion der glatten Muskulatur des Verdauungskanales und insbesondere der einzelnen Spinkteren[5]), der Tätigkeit der Harnblasenmuskulatur[6]) u. s. w. fortwährend von Tonuseinstellungen gesprochen und festgestellt, daß Nerveneinflüsse dabei eine Rolle spielen. Es sind Reflexe, die durch bestimmte Reize ausgelöst, sich geltend machen und immer wieder zu einem bestimmten, der

[1]) Vgl. hierzu *W. B. Cannon* u. *H. Lyman:* Quart. j. of physiol. **31**. 376 (1913) u. *C. L. Evans:* J. of physiol. **55**. 22 (1913). — [2]) *Sherrington:* Quart. j. of physiol. **2**. 109 (1909); *Brain.* **38**. 191 (1915). — Vgl. dazu auch *H. J. Jordan:* Arch. néerl. de physiol. **7**. 314 (1922). — [3]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 13. — [4]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 17. — [5]) Vgl. Physiologie I, Vorlesung 2 u. 3. — [6]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 19.

gerade vorhandenen Beanspruchung angepaßten Tonuszustand führen[1]). Daneben gibt es jedoch offenbar auch Tonuszustände, die unabhängig von Nerveneinflüssen zustande kommen. Man hat von einem neurogenen und einem myogenen Tonus gesprochen[2]). Es ist nun von der allergrößten Bedeutung, daß der gesperrte glatte Muskel, wie schon wiederholt betont, sich im Ruhezustand befindet, d. h. es werden keine besonderen Ansprüche an seinen Stoff- und Energiewechsel gestellt[3]). Wir haben in der inneren Sperrung des Muskels eine Einrichtung von größter Ökonomie vor uns. *Bethe* bringt zum Ausdruck, daß, wenn z. B. die Blutgefäßmuskeln die gleiche Energieverwertung aufweisen würden, wie die quergestreifte Muskulatur, von ihr zur Aufrechterhaltung des Blutdruckes rund $^1/_5$ des Energieverbrauches des gesamten Organismus aufgewendet werden müßte. Rechnet man in gleicher Weise den Energieverbrauch der übrigen glatten Muskulatur hinzu, soweit sie einen bestimmten Grad der Verkürzung festhält, dann erkennt man, wie außerordentlich stark der gesamte Stoffwechsel fortlaufend beansprucht würde, wenn nicht der eingenommene Tonuszustand ohne Energieaufwand innegehalten werden könnte[4]). In besonders eindringlicher Weise erhellt die große Bedeutung der Fähigkeit der glatten Muskulatur, innerhalb gewisser Grenzen für jede Länge einen Ruhezustand mit gegebenen Eigenschaften anzunehmen, aus der folgenden Übersicht. Sie enthält eine Gegenüberstellung des „Tragerekordes"

Tierart	Muskelart	Last am Muskel in *g*	Ununterbrochene Tragezeit in Stunden	Querschnitt des Muskels in cm^2	Last pro cm^2 Querschnitt in *g* (g/cm^2)	Tragerekord *g* pro cm^2 mal Stunden ($g\ h/cm^2$)
Teichmuschel (Sommertier)	Adduktor	450	480	0·15	3000	$1{\cdot}44 \cdot 10^6$
Kröte	Gastrocnemius	300	0·1 (6′)	0·45	670	67
Frosch	„	300	0·0111 (40″)	0·5	600	6·7
Kaninchen . .	Ringmuskulatur der Karotis	35—54	26 000	0·01–0·013	2600–5400	$67{\cdot}6 \cdot 10^6$—$140 \cdot 10^6$
Mensch	Beuger des Oberarmes	31 500	0·25—0·5 (15—30′)	Mittel 27·5	1150	287—575
Mensch	Beuger des Oberarmes	81 000	0·033–0·05 (2—3′)	Mittel 27·5	2950	98—148

[1]) Man hat von einer gleitenden Sperrung gesprochen. Vgl. hierzu *v. Uexküll:* Z. f. Biol. **39**. 73 (1899); **49**. 307 (1907). — [2]) Vgl. hierzu *S. Nukariya: Pflügers* Archiv. **211**. 82 (1926). — Vgl. auch über das Tonusproblem bei der glatten Muskulatur *C. Lovatt Evans:* Physiol. reviews. **6**. 370 (1926). Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben. — [3]) Vgl. hierzu *Parnas: Pflügers* Archiv. **134**. 464 (1910). — *A. Bethe: Pflügers* Archiv. **142**. 291 (1911). — *C. Lovatt Evans:* J. of physiol. **58**. 22 (1923). — [4]) Es sind Fälle beobachtet, bei denen bei Aufrechterhaltung einer bestimmten Dauerverkürzung der Gaswechsel über den Ruhestoffwechsel gesteigert war. Vgl. hierzu *O. Cohnheim* u. *v. Uexküll:* Z. f. physiol. Chemie. **76**. 298, 314 (1912).

einiger Muskelarten. *Bethe*, dem wir diese verdanken, versteht unter der Bezeichnung „Tragerekord" das Produkt aus dem vom verkürzten Muskel pro 1 cm^2 Querschnitt gehaltenen Gewicht und der maximalen Zeit, während der es getragen werden kann. Man erkennt ohne weiteres die überragend großen Werte bei den glatten Muskeln gegenüber denjenigen der bald ermüdenden quergestreiften, bei denen die durch fortgesetzte Impulse unterhaltene Dauerverkürzung mit Energieaufwand einhergeht.

Die glatte Muskulatur wird, wie wir wiederholt mitgeteilt haben, vom sympathischen und parasympathischen Nervensystem innerviert. Beide Systeme führen bestimmte Funktionen derselben fördernde und hemmende Bahnen. In jedem davon überwiegt unter gewöhnlichen Verhältnissen die eine Wirkung. Wenn wir nun auch annehmen dürfen, daß die genannten Nervenbahnen regelnd in den Tonuszustand eingreifen, so bleiben doch noch viele Fragen offen. Zunächst fragt es sich, an welchem Substrat die Nervenimpulse angreifen. Erfolgt im Anschluß an eine Innervation die Auslösung einer Kettenreaktion, die mit allen ihren Gliedern jenen Zustand schafft, den wir als Tonuszustand bezeichnen, oder kommt sie nur dann zur Geltung, wenn es gilt, einen neuen Sperrzustand zu erreichen? Es ist wohl möglich, daß jeweilen die Änderung der Länge und der Spannung des Muskels automatisch durch die sich ausbildenden Bedingungen einen bestimmten physikalisch-chemischen Zustand des Muskels hervorruft, der die neue Ruheeinstellung bedeutet. Es ist jedoch auch denkbar, daß es zu ihrer Festlegung besonderer Impulse bedarf, ohne die der aktiv erreichte Verkürzungs- und Spannungszustand wieder zurückgeht. Auf alle Fälle bedarf das Tonusproblem auch bei der glatten Muskulatur noch weiterer Forschung. Da bei ihr der Tonuszustand eine so wesentliche Leistung darstellt, und er sehr lange Zeit unverändert auf einer bestimmten Höhe gehalten werden kann, so ist er in seinem Wesen ohne Zweifel leichter zu ergründen, als das bei der quergestreiften Muskulatur der Fall ist, bei der er gegenüber den übrigen Funktionen der Muskelfasern stark zurücktritt.

Vorlesung 14.

Die Funktionen der Muskulatur

(Fortsetzung).

Der Tonuszustand der quergestreiften Muskulatur. Bedeutung ihrer sympathischen und parasympathischen Innervation. Muskelatrophie.

Wenden wir uns nunmehr dem Tonus, bzw. den Tonuszuständen der quergestreiften Muskulatur zu! Wir haben bereits erfahren, daß es außer der Längen- und Spannungsveränderung auch bei ihr Zustände gibt, bei denen es zur Festhaltung einer bestimmten Länge und Spannung kommt, ohne daß es dazu, wie es beim Tetanus der Fall ist, unausgesetzter Impulse und eines dem eingenommenen Zustand entsprechenden Energieaufwandes bedarf. Es gibt wohl kaum ein Gebiet der Physiologie, in dem die Meinungen so weit auseinandergehen, wie gerade hier. Es stehen sich bei ein und derselben Fragestellung die Versuchsergebnisse und zum Teil auch ihre Ausdeutungen diametral gegenüber. Es macht das zur Zeit eine bestimmte Stellungnahme zum Tonusproblem bei der Skelettmuskulatur unmöglich[1]). Wir müssen uns darauf beschränken, die vorhandenen Ansichten kurz darzulegen und an einigen Beispielen darzutun, welche Wege beschritten worden sind, um Licht in das noch so dunkle Problem des Tonuszustandes bei der quergestreiften Muskulatur zu bringen[2]).

Es ist von größtem Interesse, daß das Tonusproblem als solches, d. h. die Annahme eines Zustandes der quergestreiften Muskulatur, bei dem ein bestimmter Grad von Verkürzung und Spannung festgehalten wird, ohne daß dazu fortlaufend aktive Vorgänge erforderlich sind, eine weite Zeiträume umfassende Geschichte hinter sich hat. *Paul Joseph Barthez*[3]) ruft die Erinnerung an die Schilderung der folgenden Beobachtung von *Pausanias* wach. Dieser berichtet, daß der Athlet

---

[1]) Vgl. die eingehenden Darstellungen des Tonusproblems bei *F. H. Lewy:* Die Lehre vom Tonus und der Bewegung. J. Springer, Berlin 1923. — *E. A. Spiegel:* Zur Physiologie und Pathologie des Skelettmuskeltonus. J. Springer, Berlin 1923. — *Eduard Seiler:* Schweiz. Arch. f. Neur. u. Psych. **16** u. **17**. Heft 2 u. 1 (1925). — *Otto Riesser:* Handbuch der normalen u. pathol. Physiologie (herausgegeben von *Bethe, v. Bergmann, Embden* u. *Ellinger*). 8. 197. J. Springer, Berlin 1925. In allen diesen Darstellungen finden sich zahlreiche Literaturangaben. — [2]) Es ist von großem Interesse, die von *L. Hermann* 1861 (vgl. Arch. f. Anat., Physiol. u. wissenschaftl. Med. 350 [1861]) eingenommene Stellungnahme zum Tonusproblem und insbesondere zum *Brondgeest*schen Phänomen mit dem heutigen Stand der Forschung zu vergleichen. — [3]) *Paul-Joseph Barthez:* Nouveaux éléments de la science de l'homme. Goujon, Paris. 1778 u. 1806. — Vgl. auch *René Laënnec:* J. de méd., chir., pharmac. etc. **11**. 366 (1806). — Vgl. hierzu auch *R. Mourgue:* L'encéphale. **16**. 297 (1921).

Milon von Kroton einen Granatapfel so in seiner Hand festhalten konnte, daß an diesem keine Spuren eines besonderen Druckes feststellbar waren, und es dennoch nicht möglich war, ihm diesen zu entreißen. *Barthez* stellte sich vor, daß Milon den Fingerflexoren mit Willen einen bestimmten Kontraktionszustand erteilt habe, der geringer war, als zum Zerdrücken des Apfels erforderlich gewesen wäre, und daß dieser Zustand fixiert worden sei, d. h. die beteiligte Muskulatur wurde in einem bestimmten Verkürzungs- und Spannungszustand festgehalten. *Barthez* gebraucht die Bezeichnung „force de situation fixe". Ganz gleichgültig, ob das gewählte Beispiel glücklich gewählt war oder nicht, so bleibt der Umstand von größter Bedeutung, daß die Idee, wonach quergestreifte Muskulatur einen bestimmten Spannungs- und Verkürzungszustand „passiv" innehalten kann, klar zum Ausdruck gekommen ist. Bei *Johannes Müller*[1]) treffen wir die Vorstellung an, daß alle Skelettmuskeln beständig einen bestimmten Tonuszustand aufweisen, jedoch soll dessen Unterhaltung aktiver Vorgänge bedürfen[2]). Tonus und Tetanus würden sich nach dieser Annahme nur in quantitativer Beziehung voneinander unterscheiden. Wir erkennen in der vor bald hundert Jahren geführten Diskussion über das Tonusproblem viele Anklänge an die heute noch vorhandenen Unstimmigkeiten in der Stellungnahme der einzelnen Forscher zu ihm, soweit die quergestreifte Muskulatur in Betracht kommt.

Abb. 115.

Einen mächtigen Impuls erhielt die ganze Forschung auf dem Gebiete des Problems des Tonus der quergestreiften Muskulatur durch die folgende Beobachtung von *Brondgeest*[3]). Wird ein Frosch, dessen Zentralnervensystem unter Erhaltung des Rückenmarkes zerstört ist, am Kopf aufgehängt, dann hängen die hinteren Extremitäten nicht ihrem Eigengewicht entsprechend schlaff herab, vielmehr werden sie leicht gebeugt gehalten. Wird nun der N. ischiadicus auf der einen Seite durchschnitten — wir lassen ihn auf der anderen Seite unberührt, damit wir das Verhalten jener Extremität, dessen Nerv wir durchtrennen, besser verfolgen können —, dann hängt das von ihm ver-

---

[1]) *Johannes Müller:* Handbuch der Physiol. Coburg. **1.** (1833). **2.** (1840). — *Henle:* Allgemeine Anatomie. 593, 730. Leipzig 1841. — *E. Weber* im Handbuch der Physiol. (herausgegeben von *Wagner*). **3.** (2). F. Vieweg, Braunschweig 1846. — Vgl. auch *R. Heidenhain:* Arch. f. Anat., Physiol. u. wissenschaftl. Med. 200 (1856). — *v. Anrep: Pflügers* Archiv. **21.** 226 (1880). — [2]) Vgl. hierzu auch *P. Hoffmann:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 27 (1913); Z. f. Biol. **69.** 519 (1919); **73.** 247 (1921). — [3]) *Brondgeest:* Arch. f. Anat., Physiol. u. wissenschaftl. Med. 703 (1860).

sorgte Bein in Streckstellung schlaff herab. Den gleichen Erfolg erzielt man, wenn man an Stelle des N. ischiadicus die zugehörigen hinteren Wurzeln durchtrennt. In Abb. 115, S. 341, ist der Erfolg der Durchtrennung der in Frage kommenden hinteren Wurzeln der rechten hinteren Extremität wiedergegeben. Man erkennt, daß das linke Hinterbein leicht gebeugt und an den Körper angezogen gehalten wird, während das rechte annähernd in Streckstellung herabhängt. Das erstere Bein ist im Besitze des unversehrten Reflexbogens, während dieser beim letzteren im Bereich der hinteren Wurzeln unterbrochen ist. Der Befund einer gewissen Spannung und Verkürzung, ferner einer bestimmten Elastizität und Härte des im Ruhezustand befindlichen Muskels bedeutet, daß auch dann, wenn dieser keine besonderen Leistungen in Gestalt von Arbeit u. s. w. vollzieht, in seinem Inneren Vorgänge zur Auslösung kommen, die jene besonderen Eigenschaften bedingen, die dem eingenommenen Tonuszustand eigen sind. Das *Brondgeest*sche Phänomen wird, wie folgt, erklärt. Das Herabhängen der Beine bedingt eine gewisse Dehnung bestimmter ihrer Muskeln. Es hat dies eine Erregung von Sinnesorganen zur Folge, die in ihnen und den zugehörigen Sehnen enthalten sind. Sie pflanzt sich im zugehörigen sensiblen Nerven fort und wird durch die hinteren Wurzeln und ihre Fortsetzung auf zugehörige motorische Vorderhornzellen übertragen. Die Folge ist eine entsprechende motorische Innervation jener Muskeln, von denen aus propriozeptive Reize wirksam wurden[1]). Es können aber auch andere Muskelgebiete beeinflußt werden. In dieser Hinsicht ist die folgende Beobachtung von großem Interesse[2]). Werden bei einem enthirnten Tiere Streckmuskeln gedehnt, dann erfolgt auf dem Wege des Reflexes eine Gegenspannung. Sie hält dem ausgeübten Zuge innerhalb gewisser Grenzen das Gleichgewicht. Es läßt sich die gleiche Erscheinung auch ohne Ausschaltung des Gehirns, wie folgt, feststellen. Wird der frei im Kniegelenk ausbalanzierte Unterschenkel mit steigenden Gewichten belastet, dann verhalten sich seine Streckmuskeln nicht wie der ausgeschnittene Muskel, d. h. sie werden nicht durch das Anfangsgewicht am stärksten und durch weitere Belastungen immer weniger gedehnt (vgl. hierzu S. 228), vielmehr erfolgt zunächst infolge einer „Bremsung" bei der ersten Belastung die geringste Dehnung[3]). Bei Steigerung der Last nimmt sie zu. Dieser Befund kann nur dann erhoben werden, wenn der Reflexbogen: Muskelsinnesorgane — zugehörige sensible Bahn — hintere Wurzeln — Vorderhornzellen — motorische Bahn — Vermittlungsstelle zwischen letzterer und dem Muskel unversehrt ist. Werden beim enthirnten Tier Beuger gedehnt, dann kommt es zu einer Entspannung der zugehörigen Streckergruppe. Dadurch wird eine relative Spannungszunahme der Beugergruppe bedingt, indem die Gegenspannung durch die letztere sinkt. Es ist wohl möglich, daß das

---

[1]) Vgl. hierzu auch *C. S. Sherrington:* Quarterl j. of experim. physiol. **2**. 109 (1909). — *J. W. Langelaan:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 106 (1901); 243 (1902); Neurol. Zbl. **33**. 1140 (1915). — [2]) *Liddel* u. *Sherrington:* Proceed. of the royal soc. of London. **96** (B). 212 (1924); **97** (B). 267 (1925). — [3]) *Rieger:* Untersuchungen über Muskelzustände. Jena 1906. Vgl. auch S. 30 dieses Bandes. — Vgl. ferner *Hosiosky:* Z. f. d. ges. exper. Medizin. **39**. 462 (1923). — *E. A. Spiegel:* l. c. Zitat [1]), S. 340.

sog. *Brondgeest*sche Phänomen durch einen entsprechenden Vorgang zur Auslösung kommt. Nun ist beobachtet worden, daß auch der Haut ein bedeutsamer Einfluß auf den Muskeltonus zukommt, ja es scheint, daß er bei Amphibien und Reptilien eine überragende Bedeutung hat[1]). Wird z. B. beim Frosch ein Bein enthäutet, dann hängt es schlaff herab. Entfernt man nur einen Teil der Haut, dann sinkt der Tonus auch. Es sind ohne Zweifel ganz allgemein mancherlei Stellen des Körpers, von denen aus auf dem Wege von Reflexen Tonuseinstellungen geleitet werden. Man hat von der Erkenntnis dieser Zusammenhänge aus von einem Reflextonus gesprochen. *Liddel* und *Sherrington*[2]), die die oben geschilderte Reaktion bei der Dehnung von Streckern und Beugern bei enthirnten Tieren festgestellt haben, sprechen von myotatischen bzw. Dehnungsreflexen.

Leider ist das *Brondgeest*sche Phänomen noch in vieler Hinsicht ungenügend erforscht, obwohl ein vertieftes Studium desselben Klarheit darüber bringen könnte, ob die Vorstellung, die man sich vom Zustandekommen des Reflextonus macht, zu Recht besteht. Stellt man sich vor, daß der auch im Ruhezustand des Muskelgewebes verlaufende, unter Kontrolle des Nervensystems stehende Zerfall von Laktazidogen eine bestimmte Konzentration an Wasserstoffionen bedingt, durch die ein bestimmter Quellungszustand von Eiweißteilchen hervorgerufen wird, der seinerseits den Muskelzellen ihre bestimmten Eigenschaften, wie Elastizität, Härte u. s. w. erteilt, dann wäre zu erwarten, daß es nach Unterbrechung des oben geschilderten Reflexbogens — gleichgültig an welcher Stelle sie erfolge — zu einer Senkung des Stoffwechsels und vor allem des Zerfalles von Laktazidogen kommen müßte. Eigene nach dieser Richtung unternommene Forschungen führten zu keinen eindeutigen Befunden. Sie sind nur dann verwertbar, wenn unmittelbar nach erfolgter Störung des Reflexbogens Unterschiede in Stoffwechselvorgängen in Erscheinung treten. Zeigen sich solche erst nach einiger Zeit, dann besteht die Möglichkeit, daß sie mit sekundären Veränderungen im Nerven und in Muskelzellen zusammenhängen. Gelänge es, den der einzelnen Tonuseinstellung entsprechenden Stoffwechsel genau abzugrenzen, dann wäre es in jedem Falle leicht, abzuwägen, ob bestimmte Erscheinungen in das Gebiet des Tonus gehören oder nicht. Wir sind jedoch von diesem Ziele noch weit entfernt. Es kommt noch als besondere Schwierigkeit hinzu, daß ganz verschiedenartiges Geschehen innerhalb von Muskelzellen zu gleichen physikalisch-chemischen Endzuständen führen kann. Wir wissen, daß bestimmte Ionen Einfluß auf den Quellungszustand der Eiweißteilchen haben. Es könnte z. B. bei gleichbleibender Wasserstoffionenkonzentration durch Verschiebung von Ionengleichgewichten ein Zustand geschaffen werden, unter dem im kolloiden Zustand befindliche Teilchen stärker oder weniger stark quellen. Damit wären für eine bestimmte

---

[1]) *Cohnstein:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 165 (1863). — *Mig. Ozorio de Almeida* u. *H. Piéron:* C. r. de la soc. de biol. **90**. 420, 478, 1402 (1624). — *E. Wertheimer: Pflügers* Archiv. **205**. 634 (1924). — Vgl. auch *Mig. Ozorio de Almeida* u. *Branca de A. Fialho:* C. r. de la soc. de biol. **91**. 880 (1924). — *Mig. Piéron:* Ebenda. **91**. 878 (1924). — [2]) Vgl. *Liddel* u. *Sherrington:* Proceed. of the royal soc. of London. **96**. 212 (1924); **97**. 267 (1925).

Tonuseinstellung Bedingungen geschaffen, ohne daß z. B. der Laktazidogenstoffwechsel beeinflußt zu sein brauchte. Alle diese Hinweise sollen nur dartun, daß wir zur Zeit noch weit davon entfernt sind, den Tonuszustand als solchen und die ihm zugrunde liegenden Bedingungen eindeutig umgrenzen zu können, und doch hängt die Beurteilung zahlreicher Beobachtungen von bestimmten Einstellungen des Muskelgewebes in Hinsicht auf Länge und Spannung in erster Linie von einer klaren Erfassung des Wesens des Tonuszustandes ab.

Ein weiteres Phänomen, dem bei der Erforschung des Tonus eine große Bedeutung zuerkannt ist, haben wir bereits S. 99 besprochen. Es ist dies die sog. Enthirnungsstarre[1]). Wir erfuhren, daß dem roten Kern der Haube die Stelle eines Zentrums der Tonusregulation zukommt. Fällt seine Funktion aus, dann tritt an Stelle einer geordneten, den vorhandenen Ansprüchen angepaßten Einstellung des Tonus der einzelnen Skelettmuskeln eine starke Steigerung desselben ein[2]). Sie betrifft ausschließlich jene Muskeln, deren Aufgabe es ist, der Schwerkraft entgegenzuwirken. Es sind dies die Streckmuskeln der Gliedmaßen, die Heber des Nackens, die Strecker des Rückens, die Heber des Unterkiefers und des Schwanzes. Die Antagonisten dieser Muskeln zeigen gar keinen oder einen nur geringen Tonus[3]). Die erwähnte Tonuszunahme ist offenbar dadurch bedingt, daß untergeordnete Zentren des Rückenmarkes bei Fehlen der Leitung von seiten des Nucleus ruber ihre Wirkung hemmungslos zur Entfaltung bringen. Der letztere übt seinen Einfluß mittels des Tractus rubro-spinalis aus. Dieser steht, wie wir S. 47 erfahren haben, mit den motorischen Vorderhornzellen des Rückenmarkes in Verbindung. Er selbst unterliegt Einwirkungen, die von der Großhirnrinde und tiefer gelegenen Gehirnanteilen ausgehen.

Wir müssen uns bei jedem Zustand der quergestreiften Muskulatur, der als Tonus angesprochen wird, die Frage vorlegen, ob die für diesen charakteristischen Merkmale vorhanden sind. Handelt es sich bei der Enthirnungsstarre um eine ohne Energieaufwand festgehaltene Verkürzung und Spannung der Streckmuskulatur? Weiterhin interessiert es uns, zu erfahren, durch welche Vorgänge die Erscheinungen der genannten Starre unterhalten werden. Es sei zunächst hervorgehoben, daß bei der Enthirnungsstarre nicht eine ein- für allemal festgelegte Verkürzung und Spannung der beteiligten Muskeln vorliegt, vielmehr handelt es sich um einen Zustand, der Veränderungen unterworfen ist. Diese Feststellung weist darauf hin, daß die „Starre" der Muskeln von irgendeiner Seite aus beeinflußbar sein muß. Die genauere Analyse der Starreeinstellung hat ergeben, daß sie von propriozeptiven Reizen abhängig ist. Wir können die Enthirnungsstarre in das Gebiet des Reflextonus einreihen. Der folgende Versuch beweist[4]), daß einerseits propriozeptive Reize für den Tonus-

[1]) *Sherrington:* Quart. j. of exper. physiol. **2**. 190 (1909). — [2]) Vgl. dazu die Literatur. S. 99, Zitat [1]). — Vgl. auch *K. Kuré, T. Shinosaki, T. Nagano* u. *T. Imagawa:* Z. f. d. ges. exper. Med. **45**. 296 (1925). — [3]) Wird die Beobachtungszeit ausgedehnt, dann findet man, daß die Starre der Strecker mehr und mehr nachläßt. Es macht sich die Tendenz, Beugestellungen einzunehmen, geltend. Vgl. *H. C. Bazett* u. *W. G. Penfield:* Brain. **45**. 185 (1922). — [4]) *G. Liljestrand* u. *R. Magnus: Pflügers* Archiv. **176**. 168 (1919).

zustand desselben Muskels, von dem jene ausgehen, maßgebend sind, und andererseits auch Reize in Frage kommen, die von anderen Muskelgebieten und ferner von anderen Stellen aus zur Wirkung kommen. Es sei in dieser Hinsicht auf die früheren Darlegungen über die Bedeutung der Labyrinthe, ferner von Hautreflexen[1]) u. s. w. auf den Tonuszustand hingewiesen[2]). Wurde bei dezerebrierten Katzen in einen der Enthirnungsstarre unterliegenden Muskel, z. B. den M. triceps, eine kleine Dosis von Novokain eingespritzt, dann wurde die Starre stark herabgesetzt, jedoch nicht vollständig aufgehoben. Das erwähnte Mittel schaltet die Perzeptionsorgane des Muskelgewebes für Reize aus. Infolgedessen gelangen zu jenen Zentren, von denen aus die Impulse zur verstärkten Ausbildung des Tonuszustandes ausgehen, vom der Novokainwirkung unterworfenen Muskel aus keine Impulse mehr. Es ist der Reflexbogen peripher unterbrochen. Wenn diese Anschauung richtig ist, dann darf das Novokain nach vorausgehender Durchtrennung der zugehörigen hinteren Wurzeln, in deren Gefolge der Starrezustand gleichfalls abfällt, keinen Einfluß mehr ausüben. Das war in der Tat der Fall. Die angewandte Novokainmenge wurde so niedrig gewählt, daß zwar die Sensibilität aufgehoben war, nicht jedoch Einwirkungen vom motorischen Nerven aus ausgeschlossen waren. Es blieb die aktive Beweglichkeit erhalten. Ferner war der Schwellenwert bei indirekter Reizung vom zugehörigen Plexus aus der gleiche, wie beim nicht vergifteten Muskel. Wurde durch Einspritzung großer Novokainmengen die indirekte Erregbarkeit des Muskels aufgehoben — die direkte blieb dabei erhalten —, dann verschwand der letzte Rest der Enthirnungsstarre.

Der Umstand, daß der Starrezustand der bei der Enthirnungsstarre beteiligten Muskeln nicht ausschließlich von Reizen aus beeinflußt wird, die von dem einzelnen Muskel ausgehen, vielmehr noch von anderen Gebieten aus Einflüsse möglich sind, fesselt unser Interesse in hohem Maße. Wir erkennen in diesem Befunde eine Abhängigkeit des Geschehens in den einzelnen Muskeln von mancherlei Seiten aus. Es war naheliegend, der Frage nachzugehen, wie sich der einzelne Muskel eines im normalen Zustand befindlichen Organismus verhält, wenn Novokain in Mengen eingespritzt wird, die nur die Wirkung von propriozeptiven Reizen aufheben, jedoch die Erregbarkeit des Muskelgewebes vom motorischen Nerven aus nicht ausschalten. Es zeigte sich, daß Tonusverlust eintrat, ja es kam bei ausreichender Ausschaltung der Muskelgewebssinnesorgane zu einer völligen Erschlaffung. Die aktive Beweglichkeit blieb erhalten, jedoch ergaben sich aus naheliegenden Gründen Störungen beim Stehen und Laufen. Es fehlte die Anpassung des Tonuszustandes an die vorhandenen Anforderungen. Es ist weiterhin von größtem Interesse, daß nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln sich mit der Zeit ein Zustand ausbildet, in dem die motorischen Zentren auf Reize, die von anderen Körperstellen übertragen werden, leichter ansprechen. Es stellt sich mehr und mehr wieder der reflektorisch unterhaltene Tonus her. Er läßt sich vom betreffenden

[1]) Daß solche auch auf die Enthirnungsstarre Einfluß haben, hat *F. Leiri* (*Pflügers* Archiv **212**. 465 [1926]) nachgewiesen. — [2]) Vgl. Physiologie III, Vorlesung 24.

Muskel aus durch Einspritzung von Novokain nicht beeinflussen, weil ja der sensible Ast der in Frage kommenden Reflexbahnen nicht von ihm ausgeht.

In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß intramuskuläre Einspritzung von Tetanustoxin gleichfalls zu einer Starre führt, die durch Novokain in gleicher Weise beeinflußbar ist, wie die Enthirnungsstarre, d. h. auch sie wird von Erregungen aus unterhalten, die in der Hauptsache von den starren Muskeln ausgehen. Auch bei diesem Beispiel konnte gezeigt werden, daß dann, wenn nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln sich jene ohne Zweifel auch sonst vorhandenen, jedoch nicht in dem Ausmaße entwickelten Beziehungen zwischen anderen sensiblen Gebieten und jenen Einrichtungen, die den Tonuszustand vermitteln, ausgebildet hatten, die wir bereits oben erwähnt haben, die Tetanustoxineinspritzung in jenen Muskel, der des von seinen eigenen Sinnesorganen aus in Erregung versetzten Reflexbogens entbehrte, ohne Erfolg bleibt. Auch beim Menschen kann die tetanische Starre durch Novokaineinspritzung aufgehoben werden[1]).

Begeben wir uns nun zu der oben gestellten Frage, ob der der Enthirnungsstarre zugrunde liegende Zustand der Muskulatur als Tonus angesprochen werden darf. Wir können sie am einfachsten beantworten, wenn wir ihn mit jenem Geschehen vergleichen, das einer aktiv unterhaltenen Dauerverkürzung, nämlich dem Tetanus, entspricht. Zunächst spricht gegen die Annahme, daß aktive Vorgänge die Starre fortlaufend unterhalten, der Umstand, daß sie ohne Anzeichen einer Ermüdung tagelang aufrecht erhalten wird. Es fehlt ferner die dem Tetanus entsprechende Erhöhung des Stoffwechsels[2]) und der Wärmebildung[3]). Eine geringe Zunahme des Sauerstoffverbrauches und der Kohlensäurebildung ist vorhanden[4]). Sie hängt offenbar mit reflektorisch ausgelösten Muskelkontraktionen zusammen. Weiterhin wird eine aktiv oder passiv herbeigeführte Muskelverkürzung beibehalten. Es folgt ihr nicht die Verlängerung unmittelbar nach Ablauf jener Einwirkung, die zur Verminderung der Länge geführt hat. Es erinnert dieses Verhalten vollständig an dasjenige der glatten Muskulatur. Man kann den Gliedmaßen von Tieren, bei denen Enthirnungsstarre besteht, beliebige Stellungen geben. Sie werden auch dann beibehalten, wenn sie entgegen der Schwerkraft eingenommen sind. Endlich zeigt auch der Zuckungsverlauf das charakteristische Verhalten der Tonuseinstellung. Wird z. B. der Eigenreflex des Quadrizeps zur Auslösung gebracht, dann steigt die ausgelöste Muskelzuckung steil an. Es wird dann die erreichte Verkürzung längere Zeit festgehalten — der Muskel ist gesperrt. Es folgt dann eine langsame Verlängerung.

Nur in einem Punkte stoßen wir — abgesehen von der oben erwähnten geringfügigen Steigerung des Stoffwechsels — auf ein Verhalten, das

---

[1]) *Erich Meyer* u. *L. Weiler:* Münchener med. Wochenschr. 1569 (1917). — [2]) *Bayliss:* Principles of general physiology. 2. Aufl. 543. 1918. — *J. G. Dusser de Barenne:* J. of physiol. **59**. 17 (1924). — *Plaut: Pflügers* Archiv. **202**. 410 (1924). — [3]) *Roaf:* Quarterl. j. of exper. physiol. **5**. 31 (1913); **6**. 393 (1913). — [4]) Vgl. *J. G. Dusser de Barenne* u. *G. C. E. Burger:* J. of physiol. **59**. 17 (1924). — Vgl. insbesondere *S. Janssen:* Arch. f. exper. Path. u. Pharm. **119**. 31 (1926).

wenigstens in qualitativer Hinsicht zur Zeit eine Übereinstimmung mit dem Tetanus aufweist, es ist dies das Auftreten von Potentialunterschieden[1]). Das elektrische Ströme nachweisende Instrument bleibt nicht unbeeinflußt. Die „Erregungsströme", die von einem in Enthirnungsstarre befindlichen Muskel abgeleitet werden können, erweisen sich als schwächer, als die bei willkürlicher Innervation in Erscheinung tretenden. Es ist sehr wahrscheinlich, daß sie in Beziehung zu jenen Vorgängen stehen, die durch propriozeptive Reize zur Auslösung kommen[2]). Ihnen entspricht vielleicht auch die geringfügige Stoffwechselsteigerung, die während der Enthirnungsstarre feststellbar ist. Ohne Zweifel macht sich auch der Umstand im Stoffwechsel geltend, daß fortlaufend neue Einstellungen erfolgen können. Der Tonuszustand ist kein unveränderlicher, vielmehr ein „gleitender". Auf alle Fälle vermag der Nachweis des Vorhandenseins von Potentialunterschieden den Tonuszustand der in Enthirnungsstarre befindlichen Muskeln nicht in Zweifel zu ziehen. Hier sei angefügt, daß das Auftreten von Potentialunterschieden durchaus nicht an den Zustand der Erregung geknüpft zu sein braucht[3]). Es ist ganz gut denkbar, daß auch anderes Geschehen im Zellinhalt zu Bedingungen führen kann, unter denen solche zutage treten. Wie wir seinerzeit (vgl. S. 168) erfahren haben, lassen sich vom in Ruhe befindlichen Muskel keine „Erregungsströme" ableiten. Es braucht das nicht zu bedeuten, daß während des Ruhestoffwechsels sich in keinem Augenblicke Zustände herausbilden, die von Potentialunterschieden begleitet sind. Einmal könnte es sein, daß ihre Auswirkungen so geringfügig sind, daß wir sie mit den uns zur Verfügung stehenden Instrumenten nicht nachweisen können. Ferner besteht die Möglichkeit, daß die entstehenden elektrischen Ströme entgegengesetzt gerichtet sind und sich aufheben. Das, was wir nach außen ableiten, sind Resultanten von Potentialunterschieden und dazu noch nur Anteile von solchen. Von ganz besonderer Bedeutung ist, daß an ein und denselben Fällen von Tonussteigerung Erregungsströme feststellbar waren[4]), während eine Steigerung des Stoffwechselverbrauchs nicht vorhanden war[5]). Dieser Befund zeigt, daß zwischen den elektrischen Vorgängen im Muskelgewebe und den Stoffwechselprozessen — insbesondere dem Sauerstoffverbrauch — kein Zusammenhang zu bestehen braucht.

Wir haben ohne Zweifel in der Enthirnungsstarre einen durch propriozeptive und auch andere Reize unterhaltenen zeitweiligen Tonuszustand vor uns. Sie fesselt unser Interesse nicht nur deshalb, weil wir, wie wir noch an weiteren Beispielen erfahren werden, Studien über die Beeinflußbarkeit des Tonuszustandes machen und damit Einblick in sein Wesen gewinnen können, sondern vor allem aus dem Grunde, weil sie uns Vorgänge enthüllt, die sich in auf das feinste geregelter Weise auch unter

---

[1]) *J. G. Dusser de Barenne:* Zbl. f. Physiol. **25**. 334 (1911); Skand. Arch. f. Physiol. **43**. 107 (1923); Arch. néerl. de physiol. **10**. 437 (1925). — *Buytendyk:* Z. f. Biol. **59**. 36 (1913). — *Einthoven:* Arch. néerl. de physiol. **2**. 489 (1918). — [2]) *J. G. Dusser de Barenne:* Arch. néerl. de physiol. **10**. 437 (1925). — [3]) Vgl. auch *K. Wachholder: Pflügers* Archiv. **204**. 166 (1924). — [4]) *K. Hansen, P. Hoffmann* u. *V. v. Weizsäcker:* Z. f. Biol. **75**. 121 (1922). — [5]) *E. Grafe:* Deutsches Arch. f. klin. Medizin. **139**. 155 (1922). —

normalen Verhältnissen vollziehen. Der Tonuszustand des einzelnen Muskels wird fortlaufend, angepaßt an die vorhandenen Beanspruchungen, eingestellt.

Hier sei noch eingefügt, daß vor allem die Pathologie Erscheinungen kennen gelehrt hat, die in engster Beziehung zu Tonuszuständen gebracht worden sind[1]). Wir haben ihrer zum Teil schon gedacht (vgl. S. 66). Es handelt sich in der Hauptsache um Erscheinungen von Dauerkontraktionen im Anschluß an Veränderungen im Gebiete des extrapyramidalen Systems. Man hat von einem Rigor gesprochen. Es wird angenommen, daß Reizerscheinungen im Gebiete jener Zentren, die Einfluß auf Tonuszustände besitzen, die Ursache der Tonusveränderungen sind. Dagegen werden jene Befunde eines gesteigerten Tonus, die man im Anschluß an Ausschaltungen im Gebiete der Pyramidenbahn beobachtet, als eine Ausfallserscheinung betrachtet. Infolge Fehlens von Impulsen von seiten des kortikospinalen Systems sollen diejenigen, die den Tonuszustand regeln, das Übergewicht haben. Es fehlt die Gegenwirkung. Mancherlei Befunde, wie das Auftreten von Muskelstarre im Beginn der Narkose und im hypnotischen Zustand, sind der Enthirnungsstarre an die Seite gestellt worden. Es sind vorübergehend jene zentralen Gebiete ausgeschaltet, die untergeordnete Zentren, die in Beziehung zur Tonusbeeinflussung stehen, überwachen. Der Starre bei Vergiftung mit Tetanustoxin haben wir schon gedacht. In das gleiche Gebiet von Erscheinungen gehört auch die sog. katatonische Starre.

Es ist zur Zeit nicht möglich, eindeutig zu entscheiden, ob in allen Fällen von beobachteten Dauerkontraktionen veränderte Tonuszustände maßgebend sind. Es muß in jedem Einzelfall geprüft werden, ob der Stoffwechsel während des Vorhandenseins von Dauerkontraktionen unverändert bzw. weniger stark beeinflußt bleibt, als es der Fall sein müßte, wenn aktive Vorgänge vorliegen würden[2]). Fehlt Zunahme des Energieverbrauches und bleiben Ermüdungserscheinungen bei vorhandener Muskelkontraktion aus, dann ist das Vorhandensein eines „gesperrten" Muskels als erwiesen zu betrachten[3]). Dagegen scheidet nach den in jüngster Zeit gemachten Erfahrungen das Fehlen bzw. Vorhandensein von „Erregungsströmen" als ein Unterscheidungsmerkmal zwischen einer passiven Dauerverkürzung und einem aktiv unterhaltenen Tetanus aus, wenigstens gilt dies nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse von der Enthirnungsstarre[4]),[5]). Manche

[1]) Es sind auch im Anschluß an den Einfluß zentral erregender Gifte, wie Kokain, Tetrahydro-β-naphthylamin und Physostigmin Erscheinungen beobachtet worden, die offenbar den bei der Enthirnungsstarre auftretenden in vieler Beziehung nahe verwandt sind. Vgl. *O. Riesser* u. *E. Simonson: Pflügers* Archiv. **203**. 221 (1924). — *E. Simonson* u. *Engel: Pflügers* Archiv. **206**. 373. (1924). — [2]) Vgl. hierzu *E. Grafe:* Deutsches Arch. f. klin. Med. **102**. 15 (1911); **139**. 155 (1922). — *E. Grafe* u. *Traumann:* Zbl. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **62**. 237 (1920); Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **79**. 359 (1920). — *Plaut: Pflügers* Archiv. **202**. 410 (1924). — [3]) Vgl. hierzu *Otto Beck: Pflügers* Archiv. **199**. 481 (1923). — [4]) Vgl. hierzu auch *V. v. Weizsäcker:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **74**. 262 (1922). — [5]) Vgl. hierzu auch *A. Fröhlich* u. *H. H. Meyer:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **87**. 173 (1920). — *H. Schäffer:* Berliner klin. Wochenschr. 728 (1920). — *Rehn:* Deutsche Z. f. Chir. **162**. 155 (1921). — *K. Hansen, P. Hoffmann* u. *V. v. Weizsäcker:* Z. f. Biol. **75**. 121 (1922). — *H. Gessler* u. *K. Hansen:* Z. f. Biol. **84**. 591 (1926).

Befunde sprechen dafür, daß Dauerkontraktionen quergestreifter Muskeln, bei denen eine reine Sperrung, d. h. eine Einstellung auf einen neuen Ruhezustand besteht, nicht die Regel bilden, vielmehr scheint zumeist ein Zusammenwirken von passiv festgelegten Zustandsänderungen des Muskelzellinhaltes mit aktiv unterhaltener Verkürzungs- und Spannungsregelung vorzukommen. Zur Zeit können wir aus den vorliegenden Beobachtungen nicht mit Sicherheit entnehmen, ob die oben erwähnten Starreformen als reine Tonuszustände aufgefaßt werden dürfen. Es widersprechen sich vielfach die Versuchsergebnisse und ihre Deutung. So ist, um ein Beispiel anzuführen, der Umklammerungsreflex beim Frosch bald als Tonuszustand, bald als Tetanus aufgefaßt worden[1]). Die neuesten Ergebnisse sprechen mehr dafür, daß die letztere Auffassung die zutreffende ist[2]). Ferner wird bestritten, daß der Energieverbrauch bei den sog. tonischen Kontraktionen quergestreifter Muskeln vermindert sei[3]).

Überblicken wir das bisher über Tonuszustände quergestreifter Muskeln Dargelegte, dann erkennen wir, daß ihnen ohne Zweifel eine große Bedeutung zukommt. Der Zustand des Muskelzellinhaltes unterliegt bestimmten Einflüssen. Einerseits sind es solche, die durch Stoffwechselvorgänge fortlaufend geschaffen werden, und andererseits erfolgt eine Regelung des physikalisch-chemischen Geschehens von außen her. Es sind gewiß mannigfache Faktoren, die für die Herstellung einer bestimmten physikalisch-chemischen Struktur des Muskelzellinhaltes verantwortlich sind. Es dürften neben Nerveneinflüssen[4]) auch Endokret- und Inkretstoffe sich geltend machen. Als Grundlage für unsere ganzen Betrachtungen wählen wir am besten den Tonuszustand des ruhenden Muskels. Er steht ohne jeden Zweifel in engster Beziehung zum Ruhestoffwechsel, denn durch diesen werden jene Bedingungen geschaffen, die für den Zustand der Zellbestandteile und insbesondere der kolloiden Teilchen verantwortlich sind. Der Zellinhalt weist je nach den vorhandenen Bedingungen bestimmte Eigenschaften auf. Sie äußern sich unter anderem in der Elastizität, der Härte, der Spannung und der Länge des Muskels. Das gestellte Problem ist, ob beim quergestreiften Muskel von dieser Ruhelage aus im Anschluß an einen Verkürzungsvorgang erneut eine solche bei anderer Länge und Spannung eingenommen und festgehalten werden kann. Diese Frage ist für die Enthirnungsstarre und ihr verwandte Zustände (Tetanus im Anschluß an eine Vergiftung mit Tetanusgift u. s. w., vgl. hierzu S. 344, 346) im positiven Sinne entschieden. Wir haben gesperrte Zustände vor uns. Man hat diese Anpassung der physikalisch-chemischen Struktur des Muskelzellinhaltes an bestimmte Anforderungen Sperrtonus oder auch plastischen Tonus genannt.

---

[1]) Vgl. Physiologie II, S. 508. — [2]) Vgl. hierzu *Wachholder: Pflügers* Archiv. **200**. 511 (1923). — *Lullies: Pflügers* Archiv. **201**. 620 (1923). — [3]) *H. Gessler* u. *K. Hansen:* Z. f. Biol. **84**. 591 (1926). — [4]) Vgl. zu der Frage des Vorkommens eines „chemischen" Tonus, d. h. eines vom Zentralnervensystem aus geregelten Stoffwechsels *G. Mansfeld* u. *Lucáks: Pflügers* Archiv. **161**. 467 (1915). — *G. Mansfeld: Pflügers* Archiv. **161**. 478 (1915). — *Ernst: Pflügers* Archiv. **161**. 483 (1915). — *Freund* u. *Janssen: Pflügers* Archiv. **200**. 96 (1923). — Vgl. auch *F. C. Newton:* Americ. j. of physiol. **71**. 1 (1924).

Außerdem hat man einen kontraktilen Tonus unterschieden und versteht darunter eine auf einen adäquaten Reiz eintretende langsame Kontraktion, deren Endzustand dann zur Sperrung kommen kann. Inwieweit diesen beiden Tonusarten bei der quergestreiften Muskulatur unter gewöhnlichen Verhältnissen eine Bedeutung zukommt, ist noch umstritten. Es unterliegt jedoch kaum einem Zweifel mehr, daß insbesondere der Sperrtonus bei der Festhaltung bestimmter Lagen von Gliedmaßenanteilen eine Rolle spielt. Unentschieden ist, ob er in reinem Zustand auftreten kann, oder aber stets von aktiven Vorgängen begleitet wird. In dem Augenblicke, in dem es möglich sein wird, den Energieverbrauch eines in Dauerkontraktion verharrenden Muskels in genaue Beziehung zu seiner Beanspruchung zu bringen, wird eindeutig entschieden werden können, inwieweit innere Unterstützungen erreichter Verkürzungen und Spannungen ohne oder mit Energieaufwand aufrecht erhalten bleiben. Man wird vor allem die Frage eindeutig beantworten können, ob ein Zusammengehen von Tonuseinstellung und aktiver Unterhaltung eines bestimmten Verkürzungszustandes bei bestimmten Beanspruchungen quergestreifter Muskulatur vorkommt.

Es ist naheliegend, nach Beziehungen zwischen den der Tonuseinstellung bei der glatten Muskulatur eigenen Vorgängen und denjenigen, die bei der quergestreiften den Tonuszustand beherrschen, zu suchen. Wir haben schon einmal (vgl. S. 227) darauf hingewiesen, daß man die gesamte Muskulatur — die glatte und die quergestreifte — unter dem Gesichtspunkt einer verschieden weit geförderten Differenzierung auffassen kann. In der quergestreiften Muskelfaser haben wir in Anpassung an die an sie gestellten besonderen Anforderungen eine Höchstentwicklung der Struktur. Ist diese nun in gewissem Sinne in Bestandteile der glatten Muskulatur hineingebaut, oder bedeutet die quergestreifte Muskelzelle an und für sich etwas Neuartiges? Der Verfolgung dieser Fragestellung lag das Bestreben zugrunde, für die Tonusfunktion in allen Muskelzellarten ein gemeinsames Geschehen und ein einheitliches Substrat ausfindig zu machen. Wir wollen im folgenden, ohne zunächst zu den einzelnen Vorstellungen Stellung zu nehmen, im Zusammenhang eine Darstellung der mit dem Tonusproblem verknüpften Fragestellungen geben. Im Vordergrund des Interesses stehen vor allen Dingen zwei solche: 1. Steht für die Ausbildung eines bestimmten Tonuszustandes in der Muskelzelle ein besonderes Substrat zur Verfügung? und 2. vollzieht sich die reflektorische Einstellung des Tonus innerhalb des oben erwähnten Reflexbogens, d. h. umfaßt er als motorischen Ast den zerebralen oder spinalen motorischen Nerven, oder ist das sympathische und parasympathische Nervensystem beteiligt? Was die erste Frage anbetrifft, so ist sie von zahlreichen Forschern in dem Sinne beantwortet worden, daß Sarkoplasma und Fibrillen verschiedene Funktionen erfüllen. Beiden ist die Eigenschaft der Erregbarkeit und auch der Kontraktilität zuerkannt, jedoch soll die rasche Verkürzung der Muskelfaser eine Funktion der letzteren und die träge diejenige des ersteren sein. Von diesem Gesichtspunkte aus wäre das Sarkoplasma als

das Substrat der Tonusfunktion anzusprechen[1]). Da es auch der glatten Muskulatur eigen ist, so ist es naheliegend, in ihm für alle Muskelzellarten das gleiche funktionelle Gebilde zu erblicken. Bei der quergestreiften Muskulatur haben wir von der Annahme einer Doppelfunktion aus, die an zwei verschiedene Substrate gebunden ist, stets die Auswirkung der raschen Verkürzung des Fibrillenapparates kombiniert mit der trägen des Sarkoplasmas zu berücksichtigen, sobald sie in Tätigkeit gerät. Je nachdem die eine oder andere Komponente vorherrscht, wird der Verlauf des Kontraktionsvorganges ein verschiedener sein. Nun haben wir bereits S. 223 erfahren, daß die verschiedenen Muskelarten Muskelfasern mit einem verschiedenen Gehalt an Sarkoplasma aufweisen. Ferner ist in ein und demselben Muskel der Gehalt der an ihrem Aufbau beteiligten Muskelfasern an Fibrillen und Sarkoplasma verschieden groß. Sarkoplasmaarme Muskeln treffen wir da an, wo Dauerleistungen, namentlich in Gestalt von Halteleistungen, im Vordergrund stehen. Umgekehrt finden sich sarkoplasmaarme Muskeln da angebracht, wo es sich um rasche Kontraktionen handelt. Auch der aus dem Körper entfernte rote und weiße Muskel ergibt auf Reize, wie schon S. 267 mitgeteilt, einen ganz charakteristischen Ablauf der Zuckungskurve. Abb. 96, S. 268 zeigt den Verlauf einer solchen bei Ausübung eines Einzelreizes auf einen weißen Muskel. Sie steigt steil an und fällt rasch ab. Die dem absteigenden Ast folgenden Wellen stellen elastische Nachschwankungen dar. Die Zuckungskurve zeigt nur einen Gipfel. Ganz anders ist der Verlauf jener des roten Muskels (vgl. Abb. 97, S. 268). Die Kurve steigt weniger steil an. Sie geht in ein Plateau über, das zwei Gipfel aufweist und fällt dann ganz langsam ab. Besonderes Interesse hat die Erscheinung der Doppelgipfel gefunden[2]). Sie ist unter der Bezeichnung Funkesche Nase bekannt. Sie wird in Beziehung zum Muskeltonus gebracht. Der erste Gipfel wird als Ausdruck der schnellen Anfangszuckung betrachtet, während der zweite als Höhepunkt der tonischen Kontraktion aufgefaßt wird[3]). Auch beim weißen Muskel läßt sich die Erscheinung des Doppelgipfels hervorrufen und somit in gewissem Sinne die tonische Komponente der Kontraktion zum Vorschein bringen, wenn man ihn sich unter geeigneten Bedingungen, z. B. im Zustand der Ermüdung, verkürzen läßt. Hervorgehoben sei noch, daß, obwohl die roten Muskeln ganz besonders zur Festhaltung einer bestimmten Stellung — Haltemuskeln! — geeignet sind, ihre Dauerverkürzung dennoch zumeist einem Tetanus und nicht einem reinen Tonuszustand entspricht, d. h. es besteht die Meinung, wonach jene Muskeln den weißen als Tonusmuskeln gegenüberzustellen sind, nicht zu Recht. Es handelt sich vielmehr bei beiderlei Muskelfaserarten um ein gleiches, nur quantitativ unterschiedliches Geschehen. Daß bei den roten Muskeln die innere Unterstützung in verstärktem

[1]) *Fil. Botazzi:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 377 (1901); Arch. di scienze biol. **8.** 480 (1926). Hier findet sich eine gründliche Erörterung aller das vorliegende Problem betreffenden Fragen unter Anführung zahlreicher Literaturstellen. — Vgl. hierzu auch *Ioteyko:* Arbeiten aus dem physiol. Institut zu Lüttich. **5.** 29 (1902). — *Mostinsky:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **51.** 310 (1904). — *Wöbbeke:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **71.** 157 (1913). — *J. v. Kries: Pflügers* Archiv. **190.** 66 (1921). — *F. Stefani:* Arch. ital. de biol. **71.** 239 (1922). — [2]) Vgl. die Literatur S. 267, Zitat [2]). — [3]) *de Boer:* Z. f. Biol. **65.** 239 (1915).

Maße in Erscheinung tritt, ergibt sich schon daraus, daß sie bei einer geringeren Reizfrequenz als die weißen Muskeln in Dauerverkürzung übergehen[1]).

Erwähnen wir nun noch, daß für die beiden Substrate — Sarkoplasma und Fibrillenapparat — eine gesonderte Innervation angenommen wird, dann eröffnen sich weite Ausblicke. Es soll die Tonusfunktion unter dem Einfluß des N. sympathicus bzw. parasympathicus stehen, während die übrigen Leistungen der Muskelzellen von zerebralen bzw. spinalen Nerven aus angeregt werden. Von dieser Annahme aus kann man sich ganz gut vorstellen, daß ein und dieselbe Muskelfaser, gleichgültig, ob sie reich oder arm an Sarkoplasma ist, je nach der Nervenart, die im einzelnen Falle Impulse überträgt, eine ganz verschiedene Tätigkeit erfüllen kann. Nehmen wir z. B. an, daß das Sarkoplasma — der Tonusapparat — keinen Impuls erhält, dagegen der Fibrillenapparat in Tätigkeit versetzt wird, dann wäre eine rasche Kontraktion die Folge. Umgekehrt kann das erstere in den erregten Zustand übergehen, während der letztere im Ruhezustand verbleibt. Weiterhin sind die mannigfaltigsten Kombinationen in der Inanspruchnahme beider Substrate möglich.

Bevor wir uns auf eine Erörterung der geschilderten Vorstellungen einlassen, wollen wir noch erwähnen, daß der Versuch unternommen worden ist, die Tonusfunktion in Beziehung zu einem bestimmten Stoffwechselgeschehen zu bringen. Es schien, als ob die Kreatinbildung mit ihr in Zusammenhang stehen würde[2]), jedoch liegen Befunde vor, die diese Annahme nicht stützen[3]).

Wenn wir uns nun der Aufgabe zuwenden, zu prüfen, ob die erwähnten Vorstellungen — einmal der gesonderten Funktion des Sarkoplasmas und des Fibrillenapparates und ferner einer funktionell verschiedenartigen Innervation — durch eindeutige Beobachtungen ausreichend gestützt sind, so betreten wir ein außergewöhnlich schwieriges Gebiet. Die Schwierigkeiten beginnen schon in dem Augenblicke, in dem wir die Frage beantworten sollen, ob das Sarkoplasma die Eigenschaft der Kontraktilität besitzt. Sie ist zur Zeit unentschieden, ja sie wird mit guten Gründen verneint[4]). Zunächst muß, um Unklarheiten vorzubeugen, hervorgehoben werden, daß auch dann, wenn man dem Sarkoplasma Tonusfunktionen zuerkennt, das innige Zusammenwirken von Sarkolemm, Sarkoplasma und Fibrillen berücksichtigt werden muß. Alle drei Substratarten stehen in innigster Wechselbeziehung. Im Augenblick der Erregungsauslösung vollzieht sich ein gesteigerter Laktazidogenzerfall. Milchsäure und Phosphorsäure, die auch im Ruhe-

---

[1]) Vgl. zu diesen Problemen *O. Riesser: Pflügers* Archiv. **190**. 137 (1921). — [2]) *C. A. Pekelharing* u. *C. J. C. van Hoogenhuyze:* Z. f. physiol. Chemie. **64**. 262 (1910). — Vgl. auch *S. Weber:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **58**. 93 (1908). — Vgl. von neueren Arbeiten *H. Schönfeld: Pflügers* Archiv. **191**. 211 (1921). — *E. Sulger:* Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. **35**. 691 (1922). — *K. Uyeno* u. *T. Mitsuda:* J. of physiol. **57**. 280, 313 (1923). — [3]) *O. Riesser:* Z. f. physiol. Chemie. **120**. 189 (1922). — *J. G. Dusser de Barenne* u. *D. G. Cohen Tervaert: Pflügers* Archiv. **195**. 370 (1922). — *O. Riesser* u. *F. Hamann:* Z. f. physiol. Chemie. **143**. 59 (1925). — Vgl. auch *O. W. Tiegs* (Austral. j. of exp. biol. a. med. science. **2**. 1 [1925]), der eine neue Ansicht über die Rolle des Kreatins bei der Muskelkontraktion ausspricht. — [4]) Vgl. hierzu *Biedermann:* Ergebnisse der Biologie. **2**. 403 (1926).

stoffwechsel gebildet werden, treten in vermehrtem Maße aus den Fibrillen in das angrenzende Sarkoplasma über. Es setzen Ausgleichsvorgänge ein. Es bilden sich unter Beteiligung des Sarkoplasmas alle jene Vorgänge aus, die wir bei der Besprechung der Theorie der Muskelkontraktion und bei derjenigen der Arbeitsleistung des Muskelgewebes kennengelernt haben. Mit der Feststellung, daß die im Fibrillenapparat sich vollziehenden Stoffwechselvorgänge das Sarkoplasma in Mitleidenschaft ziehen, ist schon zum Ausdruck gebracht, daß in der Muskelzelle der „Tonus- und der motorische Apparat" nicht nebeneinander, sondern miteinander zur Wirkung gelangen. Sicherlich beeinflussen sich alle Muskelzellinhaltsstoffe gegenseitig, d. h. das Geschehen im Sarkoplasma ist für dasjenige im Fibrillensystem nicht gleichgültig. Trotz der gemeinsamen Funktionen besteht die Möglichkeit, daß der Tonuszustand insbesondere mit einem bestimmten physikalisch-chemischen Geschehen im Sarkoplasma zusammenhängt. Solange wir jedoch nicht in der Lage sind, diesen genauer zu umschreiben, entbehrt die Annahme einer Sonderfunktion des Sarkoplasmas und der Fibrillen eines gesicherten Fundamentes. Sie ist ohne Zweifel außerordentlich ansprechend und hat bereits außerordentlich befruchtend auf mancherlei mit den Funktionen der Muskelzellen zusammenhängende Probleme gewirkt[1]).

Was nun die doppelte Innervation der quergestreiften Muskulatur anbetrifft, so haben wir ihrer schon S. 11 gedacht. Es unterliegt keinem Zweifel mehr, daß sie neben zerebralen bzw. spinalen Nerven Fasern erhält, die dem sympathischen bzw. parasympathischen Nervensystem angehören[2]). Abgesehen von dem S. 11 geschilderten Nachweis von marklosen Nervenfasern, die getrennt von der übrigen Innervation zu den Muskelfasern in Beziehung treten[3]),

---

[1]) Es sei in dieser Hinsicht insbesondere auf Versuche hingewiesen, welche die Wirkung einzelner Stoffe auf den Muskel in ihrem Angriffspunkt zu lokalisieren trachten. Hervorgehoben sei unter anderem, daß Veratrin beim weißen Muskel die S. 351 geschilderte *Funke*sche Nase in Erscheinung treten läßt. Dieser Befund ist insofern bedeutungsvoll, als man, von der Annahme ausgehend, daß bei der Tonusfunktion das Sarkoplasma eine besondere Aufgabe erfülle, erwarten sollte, daß in erster Linie die rote Muskulatur durch Veratrin beeinflußt würde. Es ist dies jedoch nicht der Fall. Vgl. hierzu *Otto Riesser: Pflügers* Archiv. **190**. 137 (1921). — Hier findet sich weitere Literatur. — Vgl. ferner *Otto Riesser* u. *S. M. Neuschlosz:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **93**. 179 (1922); **94**. 190 (1922). — *Arie Querido:* Arch. néerl. de physiol. **8**. 307 (1923). — Vgl. eine andere Ansicht bei *J. Fontes:* J. de physiol. et de pathol. génér. **23**. 292 (1925). — Hervorgehoben sei noch, daß die unter Veratrinwirkung verlängerte Dauer der Kontraktion keinem reinen Tonuszustand entspricht. Es fehlen seine charakteristischen Eigenschaften, wie Ausbleiben der Ermüdung, Unabhängigkeit des Spannungszustandes von der Verkürzung u. s. w. — [2]) Vgl. hierzu *S. Tscheriew:* Arch. de physiol. norm. et pathol. **11**. 89 (1879). — *L. Bremer:* Arch. f. mikrosk. Anat. **21**. 165 (1882). — *Grabower:* Ebenda. **60**. 1 (1902). — *A. Perroncito:* Arch. ital. de biol. **38**. 393 (1902). — *A. Mosso:* Arch. ital. de biol. **41**. 111, 183 (1904). — *J. Boeke:* Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol. **28**. 377 (1911); Anat. Anz. **35**. 193 (1910); **44**. 343 (1913); Verhandl. d. Kon. Akad. van Wetensch., Amsterdam. **18**. 91 (1916); **19**. (1917); Brain: **44**. 1 (1921). — *Botezat:* Z. f. wissensch. Zool. **84** (1906); Anat. Anz. **35**. 396 (1910). — [3]) Von *J. I. Hunter* (Brit. med. j. 334 [1925]) wird angegeben, daß nicht die gleiche Muskelfaser von spinalen und sympathischen Fasern versorgt wird, vielmehr soll ein Teil davon von den ersteren und ein anderer Teil von den letzteren innerviert werden. Vgl. auch *Kulchitzky:* J. of anat. **58**. 154 (1924).

sind die folgenden Beobachtungen für das Vorhandensein einer zweiten Nervenversorgung besonders beweisend. Nach Durchschneidung von vorderen und hinteren Wurzeln ließen sich im zugehörigen Muskelgebiet, nachdem die unterbrochenen Bahnen degeneriert waren, noch unveränderte marklose Nervenfasern nachweisen[1]). In Abb. 116 bis 118[2]) sind derartige Befunde wiedergegeben. Es ist selbstverständlich, daß der Innervation der quergestreiften Muskulatur von seiten des sympathischen und auch des parasympathischen Nervensystems eine

Abb. 116.

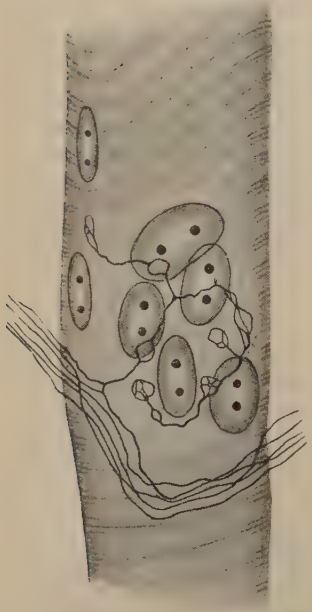


Abb. 117.

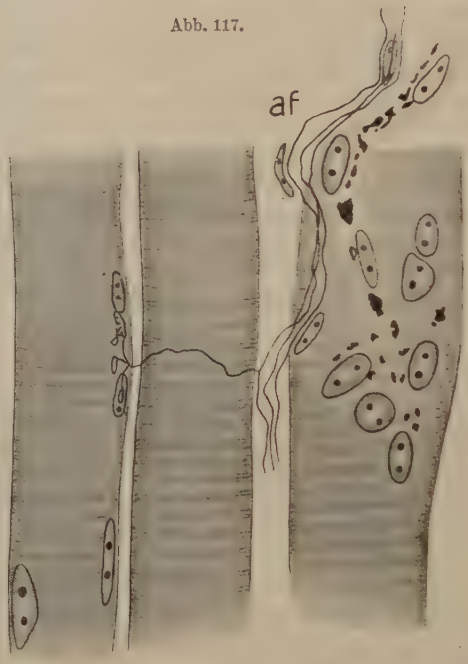


Abb. 116. Intakt gebliebene sympathische Endigung auf einer Muskelfaser des M. obliquus superior. Vier Tage nach Durchschneidung des N. trochlearis. Erwachsene Katze.

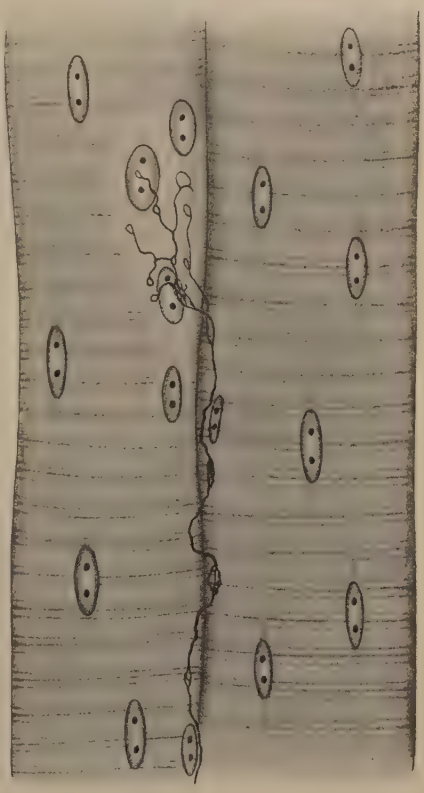
Abb. 117. Degenerierte motorische Endplatte und erhalten gebliebene Endplatte des N. sympathicus (*a f*), vier Tage nach Durchschneidung des N. trochlearis. Erwachsene Katze.

bestimmte Bedeutung zukommen muß. Diejenigen Forscher, die der Ansicht sind, daß der Tonusfunktion besondere Einrichtungen der Muskelfaser zur Verfügung stehen, bringen die erwähnte Innervation zu dieser in Beziehung. Es hat in der Tat etwas Verlockendes an sich, der sympathischen bzw. parasympathischen Innervation einen

[1]) *J. Boeke* u. *J. G. Dusser de Barenne:* Verhandl. d. Kon. Akad. van Wetensch., Amsterdam. **21**. 1227 (1919); **27**. 926 (1919). — *Agduhr:* Verhandl. d. Kon. Akad. van Wetensch., Amsterdam. **27**. 930 (1919). — Vgl. auch *E. A. Spiegel: Pflügers* Archiv. **193**. 7 (1921); Zbl. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **81**. 517 (1923). — *A. Kuntz.* u. *A. H. Kerper:* Proceed. of the soc. f. exper. biol. a. med. **22**. 23 (1924). — *K. Kuré, T. Shinosaki* u. *F. Shinagawa:* Z. f. d. ges. exper. Med. **46**. 144 (1925). — [2]) Ich verdanke die Abbildungen der Güte des Herrn Kollegen *Boeke* in Utrecht.

Einfluß auf jenes Geschehen innerhalb der Muskelzellen zuzuerkennen, durch das jener Zustand geschaffen wird, der dem Tonus zugrunde liegt. Wir haben schon früher erfahren, daß von den genannten Nervensystemen aus die Ionenverteilung beeinflußt wird und, mit dieser auf das engste verbunden, Permeabilitätsänderungen bewirkt werden können. Wir haben ferner der interessanten Feststellung gedacht, daß der Sympathikus in mancher Hinsicht Wirkungen aufweist, die an diejenigen des Kalziumions erinnern, während Parasympathikus und Kaliumion in ihren Einflüssen in Parallele gestellt worden sind[1]). Man könnte daran denken, daß von beiden Nervenarten hemmende und fördernde Einwirkungen auf den Tonuszustand erfolgen, und zwar unter entsprechender Verschiebung des Ca- und K-Ionengleichgewichtes. Eine solche Vorstellung erhält durch die Beobachtung eine gewisse Unterstützung, daß Kaliumionen innerhalb bestimmter Konzentrationsgebiete Erscheinungen hervorrufen, die in mancher Hinsicht an diejenigen des Tonuszustandes erinnern[2]). Durchströmt man Muskeln mit kaliumfreier *Ringer*-Lösung, dann verlängern sie sich. Durchschneidet man nachträglich den zugehörigen Nerven, dann erfolgt keine weitere Längenzunahme mehr. Weiterhin ist beobachtet worden, daß Kaliumionen die Summation von sich folgenden Einzelreizen zu einem Tetanus begünstigen. Von besonderem Interesse sind Beobachtungen der folgenden Art. Wird einem Bein eines Hundes, dessen Skelettmuskeln nach Vergiftung mit Tetanustoxin in den Zustand der Starre versetzt sind, durch seine Arteria femoralis kaliumfreie *Ringer*-Lösung zugeführt, dann erfolgt nach kurzer Zeit Erschlaffung, die wiederum der Starre Platz macht, sobald die Durchspülungsflüssigkeit Kalium enthält. Während der durch Fernhaltung von Kaliumionen hervorgerufenen Erschlaffung ist die indirekte Erregbarkeit der

Abb. 118.



Erhalten gebliebene Endigung des N. sympathicus auf einer Interkostalmuskelfaser, vier Wochen nach Durchschneidung der vorderen und hinteren Rückenmarkswurzeln und Zerstörung der Spinalganglien. Erwachsene Katze.

[1]) Vgl. Physiologische Chemie II, S. 177. — [2]) *S. M. Neuschlosz: Pflügers* Archiv. **196**. 503 (1922); *Pflügers* Archiv. **199**. 410 (1923).

Muskeln erhalten. Wird der M. gastrocnemius der Kröte mit kaliumfreier *Ringer*-Lösung vorbehandelt, dann zeigt er nach Strychninvergiftung nur rasche Einzelzuckungen und Tetani. Es fällt die tonische Komponente der Kontraktion weg. Behandelt man die Kröte vor der Strychninvergiftung mit $^2/_3$ bis $^3/_4$ der zur völligen Lähmung erforderlichen Kuraremenge, dann erfolgen auf Strychninzufuhr nur langsame, tonische Verkürzungen. Tetani kommen nicht zustande. Die erwähnten Kontraktionen unterbleiben, wenn der Muskel zuvor mit kaliumfreier *Ringer*-Lösung behandelt wird. Es ist weiterhin von großem Interesse, daß das Kalium im Muskelgewebe in verschiedenen Formen zugegen ist[1]). Durchspült man solches mit kaliumfreier *Ringer*-Lösung, dann geht nur ein Teil des gesamten Kaliumgehaltes in diese über. Der Rest wird mit großer Zähigkeit festgehalten[2]). Nach Entnervung wird der Gehalt des Muskels an Kalium nicht merklich beeinflußt, dagegen verringert sich die Menge an gebundenem Kalium. Im Zustand der Tetanusstarre und auch bei anderen Starrearten — z. B. bei den durch Cholin und Azetylcholin bedingten[3]) — steigt dagegen die Menge des letzteren. Es scheint, daß die Festlegung von freiem Kalium in enger Beziehung zur Ausbildung des Tonuszustandes steht.

Aus den mitgeteilten Beobachtungen geht hervor, daß Kalium in einer bestimmten Beziehung zur Einstellung des Tonuszustandes steht. Welcher Art diese ist, bleibt noch aufzuklären. Es kann die Bindung von Kaliumionen zu einer Beeinflussung jenes Substrates führen, das bei der Ausbildung des Tonuszustandes eine Rolle spielt. Es kann jedoch auch dadurch, daß jene Ionen in ihrer Konzentration zurückgehen, eine andere Ionenart ins Übergewicht kommen und einen bestimmten Einfluß ausüben. Der Umstand, daß die Verminderung der Kaliumionen bei Durchspülung mit kaliumfreier *Ringer*-Lösung zu einer Abnahme des Tonuszustandes führt, spricht allerdings mehr im Sinne des besonderen Einflusses der sich bildenden Kaliumverbindung.

In diesem Zusammenhange sei noch des Umstandes gedacht, daß Stoffe, von denen bekannt ist, daß sie Einfluß auf den N. parasympathicus haben, den quergestreiften Muskel zur Kontraktion bringen. Es ist schon seit längerer Zeit bekannt[4]), daß Cholin, von dem wir seinerzeit erfahren haben, daß es die Tätigkeit der Darmmuskulatur und auch anderer glatter Muskulatur beeinflußt, Muskelverkürzung verursacht. Um ein Vielfaches wirksamer ist das Azetylcholin[5]). Atropin verhindert in geeigneter Konzentration den Einfluß der letzteren Verbindung. Der mit dem genannten Alkaloid vergiftete

---

[1]) *S. M. Neuschlosz* u. *R. A. Trelles: Pflügers* Archiv. **204**. 374 (1924). — [2]) *Mitchell* u. *Wilson:* J. of general. physiol. **4**. 45 (1921). — [3]) Vgl. *S. M. Neuschlosz: Pflügers* Archiv. **207**. 29 (1925); vgl. auch *Pflügers* Archiv. **213**. 40 (1926) u. *S. M. Neuschlosz* u. *K. Walter: Pflügers* Archiv. **213**. 58 (1926). — [4]) *R. Böhm:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **58**. 265 (1908). — [5]) *Otto Riesser: Pflügers* Archiv. **190**. 137 (1921). — *Otto Riesser* u. *S. M. Neuschlosz:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **91**. 342 (1921). — *E. Simonson:* Ebenda **96**. 170 (1923). — *E. Frank, M. Nothmann* u. *H. Hirsch: Pflügers* Archiv. **197**. 270 (1922); **198**. 391 (1923); **199**. 567 (1923). — *W. R. Hess* u. *K. v. Neergaard: Pflügers* Archiv. **205**. 506 (1924). — *K. v. Neergaard: Pflügers* Archiv. **204**. 515 (1924). — *Oskar Wyss: Pflügers* Archiv. **210**. 586 (1925). — *W. R. Hess* u. *R. Rehsteiner: Pflügers* Archiv. **214**. 463 (1926). Vgl. auch die S. 241 zitierte Literatur, Zitat [1]) und S. 211, Zitat [2]).

Skelettmuskel zeigt eine geringere Neigung bei rhythmischer Reizung in einen vollkommenen Tetanus überzugehen[1]). Will man einen solchen hervorrufen, dann muß man die Reizfrequenz über jenes Ausmaß hinaus erhöhen, das beim normalen Muskel Dauerkontraktion bewirkt. Auf schwache Reize antwortet der „Atropinmuskel" schwächer und auf starke stärker als der nicht unter der Wirkung des genannten Alkaloids stehende Muskel. Es kommt offenbar das Fehlen der sonst vorhandenen Anpassung der Muskelfunktion an die Reizintensität zum Ausdruck. Sie erfolgt wahrscheinlich mittels Bildung geeigneter Mengen von Cholin bzw. Azetylcholin bzw. ähnlich wirkender Stoffe. Die Muskelzelle hat es in der Hand, bald den viel stärker wirkenden Ester in Erscheinung treten zu lassen, bald das weniger wirksame Cholin. In diesem Zusammenhange sei darauf hingewiesen, daß Cholin und Kreatin in Beziehung zueinander stehen, und zwar geht die letztere Verbindung aus der ersteren hervor[2]). Dieser Befund eröffnet weite Ausblicke über die bei der Muskeltätigkeit vor sich gehenden Stoffwechselvorgänge. Es ist wohl möglich, daß das Kreatin ganz allgemein ein Zwischenprodukt in der Beseitigung von Cholin darstellt. Vielleicht liegt auch ein reversibler Vorgang vor. Von besonderer Wichtigkeit ist, daß in der Durchspülungsflüssigkeit von tätigen Skelettmuskeln Stoffe nachgewiesen werden konnten, die nach ihrer Wirkung auf glatte Muskulatur und den Herzmuskel in die Gruppe des Cholins gehören[3]).

Man könnte auf Grund der mitgeteilten Beobachtungen zu der Schlußfolgerung kommen, daß der Skelettmuskel in Abhängigkeit vom parasympathischen Nervensystem tätig sei. Wir dürfen jedoch aus ihnen allein keine Schlüsse von so weittragender Bedeutung ziehen, vielmehr müssen wir uns nach weiteren Belegen für eine solche Anschauung umsehen. Das Studium der Beeinflussung des Zustandes von Muskeln durch verschiedene Stoffe hat mehr und mehr zu der Überzeugung geführt, daß es darunter solche gibt, die von jenem Gebiete aus die Muskelfasern beeinflussen, in dem Nerv und Muskel verschmelzen. Es hat, wie wir schon S. 278 erfahren haben, dieses Substrat besondere Eigenschaften. Unter diesen befindet sich auch die einer besonderen Affinität zu Verbindungen, wie sie Cholin und Azetylcholin[4]) darstellen. Es ist wohl möglich, daß die obenerwähnten Befunde einen Mechanismus offenbart haben, der unter normalen Verhältnissen zur

---

[1]) Vgl. *Otto Riesser:* Z. f. physiol. Chemie. **86**. 415 (1913); **90**. 220 (1914). — *Emil Abderhalden* u. *Severian Buadze:* Z. f. physiol. Chemie. **164** (1927). — [2]) Vgl. *W. R. Hess* u. *J. Büsch: Pflügers* Archiv. **216** (1927). — [3]) *E. Geiger* u. *O. Loewi:* Biochem. Z. **127**. 174 (1922). — *W. R. Hess:* Verhandl. d. XI. internat. Physiol. Kongresses, Edinburg 1923. — *R. Brinkman* u. *M. Ruiter: Pflügers* Archiv. **204**. 766 (1924). — *K. Shimidzu: Pflügers* Archiv. **211**. 403 (1926). Vgl. hierzu auch Physiologie II, S. 204 ff. — [4]) Auch Nikotin, ferner Kalium und Rhodanide rufen „Erregungskontraktionen" hervor. Vgl. hierzu *R. Böhm:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **58**. 265 (1908). — *O. v. Fürth* u. *Schwarz: Pflügers* Archiv. **129**. 525 (1909). — *Langley:* J. of physiol. **48**. 73 (1914); **50**. 408 (1916). — *Burridge:* J. of physiol. **42**. 359 (1911). — *E. Frank* u. *Katz:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **90**. 149 (1921). — *O. Riesser* u. *S. M. Neuschlosz:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **92**. 254 (1922). — *S. M. Neuschlosz: Pflügers* Archiv. **207**. 43 (1925). — *Steinhausen:* Biochem. Z. **156**. 201 (1925).

Auslösung des Kontraktionsvorganges führt[1]). Wir haben schon S. 212 des Umstandes gedacht, daß an die Möglichkeit der Hervorbringung eines „Erregungsstoffes" im Anschluß an den durch die zugehörige Nervenfaser vermittelten Impuls gedacht worden ist.

Wir haben auf mehrere Befunde aufmerksam gemacht, die Beziehungen zwischen dem sympathischen bzw. parasympathischen Nervensystem und der Tonuseinstellung möglich machen, jedoch keineswegs beweisen. Es galt einerseits die Wirkung der Reizung und andererseits der funktionellen Ausschaltung der in Frage kommenden Systeme auf den Muskeltonus zu prüfen. Es sei gleich vorweggenommen, daß alle diese Versuche zu keinem eindeutigen Ergebnis geführt haben. Der Mitteilung von bestimmten Einflüssen auf die Tonuseinstellung stehen Befunde gegenüber, bei denen jeder Erfolg ausblieb. Was zunächst die Reizversuche anbetrifft, die in keinem Falle einen sicheren Erfolg im Sinne einer Tonussteigerung ergaben[2]), so sind die negativen Ergebnisse möglicherweise darauf zurückzuführen, daß Sympathikus und Parasympathikus, insofern auch der letztere in Betracht kommt, den Tonuszustand fördernde und hemmende Fasern führen. Durch den inadäquaten Reiz werden vielleicht beiderlei Fasern in Erregung versetzt, und so eine Wirkung verunmöglicht. Es ist jedoch auch möglich, daß die Beeinflussung des Tonuszustandes von den genannten Nervensystemen aus Bedingungen voraussetzt, die durch anderweitige Einflüsse hergestellt sein müssen. So könnte man sich z. B. vorstellen, daß der Tonus sich in Zusammenhang mit dem Kontraktionsvorgang gemeinsam entwickelt, d. h. es muß vielleicht ein Impuls vorausgehen, der zu einer Verkürzung führt, bevor die Tonuseinstellung sich ändert.

Zahlreich sind Versuche der folgenden Art. Es wurde der Tonus der Extremitätenmuskeln festgestellt und nunmehr auf der einen Körperseite sympathisches oder parasympathisches Gebiet ausgeschaltet. Wir erinnern uns bei Erwähnung dieser Versuchsanordnung des Umstandes, daß die genannten Nervensysteme in der Peripherie Zentren besitzen[3]). Nach Zerstörung des Rückenmarkes kommt es nach anfänglichen Störungen im Gebiete des Tonus glatter Muskulatur mit der Zeit wieder zu einer den vorhandenen Anforderungen recht gut angepaßten Tonusfunktion. Manche Befunde sprechen ferner dafür, daß in den Zellen der glatten Muskulatur Bedingungen gegeben sind, die, ohne daß von außen Einwirkungen erfolgen, zu einer inneren Unterstützung führen. Was nun die Prüfung des Einflusses des N. sympathicus auf den Tonus der Skelettmuskulatur anbetrifft, so ist, um einige Fälle anzuführen, z. B. geprüft worden, ob sich das

---

[1]) Die durch Azetylcholin hervorgerufene Kontraktion entspricht nicht der vom Nerven aus bzw. bei direkter Reizung ausgelösten Muskelverkürzung. Es fehlen Erregungsströme und die Stoffwechselsteigerung. Vgl. hierzu *O. Riesser* u. *W. Steinhausen: Pflügers* Archiv. **197**. 288 (1922). — *K. v. Neergaard: Pflügers* Archiv. **204**. 512 (1924). — *Harry Schäffer* u. *Hans Licht:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **115**. 197 (1926). — *S. Janssen:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **119**. 31 (1926). — [2]) Vgl. u. a. *E. Deicke: Pflügers* Archiv. **194**. 473 (1922); Folia neurobiol. **7**. 651 (1914); **8**. 413 (1914). — *Fil. Bottazzi:* Giornali di biol. e med. sperim. **4**. 1 (1923). — [3]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 20.

*Brondgeest*sche Phänomen, d. h. der S. 341ff. geschilderte Reflextonus dadurch beeinflussen läßt, daß man die zum Gebiet des N. ischiadicus gehörenden Rami communicantes durchtrennt[1]). Die Beurteilung des Erfolges dieses Eingriffes ist dadurch gestört, daß zugleich eine Beeinflussung der Gefäßweite und damit der Blutversorgung eintritt. Nach den vorliegenden Schilderungen hängt das Hinterbein jener Körperseite, auf der der erwähnte Eingriff erfolgt ist, etwas schlaffer herab, als auf der anderen, jedoch sinkt es noch mehr herab, wenn der N. ischiadicus durchtrennt wird[2]). Weiterhin ist versucht worden, die Enthirnungsstarre durch Ausschaltung von zu bestimmten Muskeln gehörenden sympathischen Bahnen zu beeinflussen[3]). Auch diesen Versuchen war ein eindeutiger Erfolg versagt[4]). Dagegen wird berichtet, daß nach Bepinselung der hinteren Wurzeln und der Spinalganglien mit Nikotinlösung die Starre in den zugehörigen Muskelgebieten nachläßt[5]). Es wird angenommen, daß perizelluläre Plexus sympathischer Natur, welche die Spinalganglienzellen umgeben, durch Nikotin in ihrer Funktion ausgeschaltet werden, wodurch dann die Starre bei enthirnten Tieren schwindet. Wurden jene sympathischen Bahnen, die in den Nn. splanchnici über das Ganglion coeliacum zum Zwerchfellmuskel ziehen, durchschnitten, dann wurde ein Abfallen, jedoch keine Aufhebung seines Tonus bemerkt[6]). Wurde bei Hunden der bestimmte Muskelgebiete — Extremitäten — versorgende sympathische Nerv nebst dem entsprechenden Teil des Grenzstranges entfernt, dann waren keine Erscheinungen zu beobachten, die auf eine Tonusänderung hinwiesen. Nur dann, wenn Anästhesie herbeigeführt wurde, zeigte das dem Einfluß des N. sympathicus entzogene Bein eine Tonusabnahme[7]). Bei Vögeln ist beobachtet, daß nach Unterbrechung der sympathischen Innervation der zugehörige Flügel nicht mehr in normaler Stellung gehalten wird[8]). Eine Atonie ist jedoch nicht vorhanden. Nach Exstirpation des lumbalen Anteils des Grenzstranges ließen sich Erscheinungen beim

---

[1]) Vgl. hierzu *S. de Boer:* Fol. neurobiol. **7.** 378, 837 (1913); **8.** 429 (1915); Z. f. Biol. **65.** 239 (1915); *Pflügers* Archiv. **190.** 41 (1921). — *Yas Kuno:* J. of physiol. **49.** 139 (1915). — *J. G. Dusser de Barenne: Pflügers* Archiv. **166.** 145 (1916). — *G. Rijnberk:* Arch. néerl. de physiol. **1.** 257 (1917). — *St. Cobb:* Americ. j. of physiol. **46.** 478 (1918). — *W. Saleck* u. *E. Weitbrecht:* Z. f. Biol. **71.** 246 (1920). — *J. W. Langelaan:* Brain. **45.** 434 (1922). — *A. Massazza:* Cervello. **3.** 91 (1924). — *N. Takahashi: Pflügers* Archiv. **193.** 322 (1922). — *M. Mendelsohn* u. *A. Quinguaud:* C. r. de la soc. de biol. **88.** 1181 (1923); J. de physiol. et de pathol. gén. **23.** 813 (1926). — [2]) *Jansma:* Z. f. Biol. **65.** 365 (1915). — [3]) *J. G. Dusser de Barenne: Pflügers* Archiv. **166.** 145 (1916); Verhandl. d. Kon. Akad. van Wetensch., Amsterdam. **27.** 937 (1919). — *E. Th. Brücke* u. *Negrin y Lopez: Pflügers* Archiv. **166.** 55 (1917). — Vgl. auch *F. Verzár:* Arbeiten der 2. Abt. der wissenschaftl. Stefan-Tisza-Gesellsch. in Debrecen. **1.** 45 (1923). — *A. B. Kanavel, L. J. Pollock* u. *L. Davis:* Arch. of neurol. a psych. **13.** 197 (1925). — *S. S. Tower:* Americ. j. of physiol. **78.** 462 (1926). — [4]) *Albert Kuntz* u. *A. H. Kerper:* Americ. j. of physiol. **76.** 121 (1926). — [5]) *S. W. Ranson:* J. of comp. neurol. **40.** 1, 15, 23 (1926). — [6]) Vgl. hierzu *K. Kuré, Hiramatsu* u. *Naito:* Zbl. f. Physiol. **28.** 130 (1914). — *K. Kuré, T. Hiramatsu* u. *Sh. Sakai: Pflügers* Archiv. **194.** 481 (1922). — Vgl. auch *W. Felix:* Z. f. d. ges. exper. Medizin. **33.** 458 (1923). — *Fil. Bottazzi:* Arch. di scienze biol. **6.** 114 (1924). — [7]) Es hat z. B. Adrenalin keinen Einfluß auf die Enthirnungsstarre. Vgl. *Eugene L. Porter:* Americ. j. of physiol. **78.** 495 (1926). — [8]) *J. I. Hunter:* J. of surg., gynec. and obstetr. **39.** 721 (1924); Brain. **47.** 261 (1924). — *A. Kuntz* u. *A. H. Kerper:* Americ. j. of physiol. **76.** 121 (1926).

M. quadriceps beobachten, die als eine Abnahme des plastischen Tonus gedeutet werden. In weiteren, große Zeiträume umfassenden Versuchen an Hunden, bei denen nach Entfernung des Ganglion stellatum die sympathische Innervation eines Vorderbeines ausgeschaltet war, gelang es unter den verschiedensten Bedingungen, z. B. beim lang andauernden Gehen, nicht, Erscheinungen, die in Beziehung zu einer Tonusveränderung gebracht werden konnten, nachzuweisen[1]).

Es stehen somit zur Zeit keine Befunde zur Verfügung, die in einwandfreier Weise beweisen würden, daß der Tonus der Skelettmuskulatur der sympathischen Innervation unterliegt. Diejenigen Forscher, die das Vorhandensein eines solchen Einflusses anzunehmen geneigt sind, beziehen ihn auf den plastischen Tonus. Wir haben bereits erwähnt, daß daran gedacht worden ist, es könnte das parasympathische Nervensystem den Tonus bzw. die eine oder andere Form desselben beherrschen. Wir wissen, daß Fasern des Parasympathikus das Rückenmark durch die hinteren Wurzeln verlassen. Es ist nun vermutet worden, es könnte die nach Durchtrennung derselben eintretende Erschlaffung von Beinmuskeln auf den Ausfall parasympathischer Innervation zurückzuführen sein. Den weitesten Ausbau hat die ganze Lehre der Abhängigkeit der Tonuseinstellung von bestimmten Nervensystemen in der folgenden Annahme gefunden[2]). Der Skelettmuskel soll einer dreifachen Innervation unterworfen sein. Einmal erhält er zerebrale bzw. zerebrospinale Fasern, dann „tonomotorische" durch den Parasympathikus und endlich tonushemmende durch den Sympathikus. Wir stehen bei der Stellungnahme zu der erwähnten Anschauung und insbesondere zu einer Beteiligung des Parasympathikus an der Tonuseinstellung vor denselben Schwierigkeiten, wie bei der Annahme einer sympathischen Tonusinnervation. Weder ist es durch Reizversuche, z. B. durch Reizung der distalen Stümpfe der durchtrennten hinteren Wurzeln, geglückt, eine Einwirkung des Parasympathikus auf den Tonuszustand von Skelettmuskeln nachzuweisen, noch haben Ausschaltungen in seinem Gebiet eindeutige Befunde ergeben. Auch die Prüfung der Wirkung von Stoffen, die erfahrungsgemäß Einfluß auf vom N. parasympathicus innervierte Gewebe haben, ergab keine eindeutigen Befunde[3]).

Schließlich sei noch die Aufmerksamkeit auf eigenartige Beobachtungen gelenkt, deren weitere Verfolgung vielleicht Licht in die noch so zahlreich vorhandenen Rätsel des Tonusproblems bringt. Es handelt sich um folgende Feststellungen. Wird der N. hypoglossus einseitig durchtrennt, und wartet man die Degeneration der betreffenden Zungenhälfte ab, dann bemerkt man nach Reizung des N. lingualis bzw. der Chorda tympani, daß die Zunge nach langer Latenzzeit träge Bewegungen ausführt[4]).

---

[1]) *Sarah S. Tower:* Americ. j. of physiol. **78**. 462 (1926). — Vgl. auch *H. Wastle:* J. of physiol. **60**. 109 (1925). — [2]) *G. v. Rijnberk:* Arch. néerl. des sciences exp. anat. III B. **2**. 496 (1915). — *E. Frank:* Berliner klin. Wochenschr. **56**. 1057 (1919); **57**. 725 (1920). — *E. Frank, M. Nothmann* u. *H. Hirsch-Kaufmann:* Klin. Wochenschr. **1**. 1820 (1922); *Pflügers* Archiv. **197**. 270 (1922); **198**. 391 (1923). — [3]) *G. Farkas* u. *J. Mosonyi:* Arch. f. exper. Path. u. Pharm. **118**. 100 (1926). — [4]) *Philippeaux* u. *Vulpian:* C. r. de l'acad. des sc. **65**. 1009 (1863). — *Vulpian:* Ebenda. **66**. 146 (1873). — *R. Heidenhain:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl.-Bd. 133 (1883). — Vgl. ferner *G. van Rijnberk:* Arch. néerl. de physiol. **1**. 262 (1917).

Injektion von Azetylcholin[1]) und auch von Adrenalin[2]) hat den gleichen Erfolg[1]). In beiden Fällen, d. h. bei elektrischer Reizung und bei Azetylcholinwirkung, läßt sich eine starke monophasische Abweichung der Saite des Saitengalvanometers — Ableitung vom Zungengrund und von der Zungenspitze — während der ganzen Dauer der Kontraktion nachweisen[3]). Die erwähnte Beobachtung einer Beeinflussung der Zungenmuskulatur vom N. lingualis aus ist im Sinne einer parasympathischen (Azetylcholinwirkung!) bzw. sympathischen (Adrenalineinfluß!) Wirkung gedeutet worden, jedoch genügen die sich zum Teil widersprechenden Befunde nicht, um eine solche Annahme zu festigen. Das gleiche gilt von der Beobachtung langsamer Kontraktionen der Lippenmuskulatur nach Degeneration des N. facialis und Reizung des Halssympathikus[4]) und der langsam sich vollziehenden Bewegung der Pfote oder der Zehen nach Reizung des N. ischiadicus einige Zeit nach erfolgter Exstirpation der vorderen und hinteren 4. Lumbal- bis 1. Sakralwurzeln unter Schonung der Ganglia spinalia[5]).

Wir sind mit voller Absicht etwas ausführlicher auf den mit dem Tonusproblem verknüpften Fragenkomplex eingegangen, obwohl wir zur Zeit außerstande sind, über die Innervation der verschiedenen Tonusbeeinflussungen bestimmte Angaben zu machen[6]). Feststeht, daß der Tonus von den mannigfaltigsten Stellen des Organismus aus beeinflußbar ist. Die Frage ist eine offene, ob er von zerebrospinalen Nerven[7]) aus eingestellt wird oder aber, ob sympathische bzw. parasympathische Nervenbahnen ihn regeln. Der Umstand, daß es geglückt ist, den letzteren bis zur quergestreiften Muskulatur zu folgen und ihre Beziehungen zu diesen anatomisch einwandfrei festzustellen, stellt uns vor die Aufgabe, dieser besonderen Art der Innervation eine bestimmte Funktion zuzuerteilen. Mann könnte daran denken, daß sie in irgendeiner Beziehung zu Stoffwechselvorgängen[8]) stehen. In der Tat ist es geglückt, zu

---

[1]) Vgl. *E. Frank, Nothmann* u. *Hirsch-Kaufmann: Pflügers* Archiv. **197**. 270 (1922); **198**. 391 (1923). — *E. Frank, Nothmann, Hirsch-Kaufmann* u. *Guttmann: Pflügers* Archiv. **199**. 517 (1923); **201**. 569 (1923). — [2]) *F. Plattner* u. *O. Reisch: Pflügers* Archiv. **213**. 705 (1926). — Vgl. hierzu auch *L. A. Orbeli:* Bericht des 2. physiol. Kongresses in Leningrad 1926; Festschrift für Pawlow. Leningrad 1924. — [3]) *Harry Schäffer* u. *Hans Licht:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **115**. 180 (1926). — [4]) *Rogowicz: Pflügers* Archiv. **36**. 1 (1885). — [5]) *Sherrington:* J. f. physiol. **17**. 211 (1894). — Vgl. über weitere Versuche: *V. Ducceschi:* Arch. internat. de physiol. **20**. 331 (1922); Arch. di fisiol. **23**. 597 (1925). — *K. Uyeno:* J. of physiol. **43**. 56 (1922). — *A. Maumary:* Z. f. Biol. **74**. 299 (1922). — *K. Hotta: Pflügers* Archiv. **210**. 721 (1925). — *T. Imagawa* u. *Y. Sunaga:* Z. f. d. ges. exper. Medizin. **51**. 228 (1926). — [6]) Von besonderem Interesse ist in dieser Hinsicht die Beobachtung, daß nach Abtrennung des Großhirnes der „Patellarreflex" eine langgedehnte Zuckung liefert. Sie vollzieht sich wieder rasch, wenn die zum Quadrizeps gehörenden sensiblen Bahnen durchtrennt werden. — Vgl. *Sherrington:* Proceed. of the royal soc. of med. **86**. (1913). — Vgl. auch *Viets:* Brain. **43**. 269 (1920). — [7]) Vgl. hierzu *H. H. Meyer:* Med. Klinik. **16**. 1278 (1920). — *K. Hansen, P. Hoffmann* u. *V. v. Weizsäcker:* Z. f. Biol. **75**. 121 (1922). — *L. Mann* u. *J. Schleier:* Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **91**. 551 (1924). — *A. St. G. Huggett* u. *J. Mellanby:* J. of physiol. **60**. VIII (1925). — *E. A. Spiegel: Pflügers* Archiv. **193**. 7 (1921); Klin. Wochenschr. **2**. 288 (1923); **5**. Nr. 7 (1926). — *W. J. Bernis* u. *E. A. Spiegel:* Die Zentren der statischen Innervation und ihre Beeinflussung durch Klein- und Großhirn. Franz Deuticke, Leipzig und Wien 1925. — [8]) Vgl. hierzu u. a. *Emil Abderhalden* u. *E. Gellhorn: Pflügers* Archiv. **215**. 212 (1926). — *E. Gabbe:* Z. f. d. ges. exper. Medizin. **51**. 728 (1926).

zeigen, daß nach Durchschneidung der Rami communicantes beim Frosch der Gehalt der von diesen versorgten Muskeln an Milchsäure um etwa 40% und derjenige an Glykogen um etwa 34% vermehrt gefunden wird, während zugleich in der Laktazidogenmenge eine Verminderung um etwa 18% feststellbar ist[1]). Man hat auch an trophische Funktionen gedacht. Jedoch sind keine Beobachtungen bekannt, die in diesem Sinne verwertbar wären[2]). Nun haben wir seinerzeit insbesondere beim Herzmuskel kennengelernt, daß Sympathikus und Parasympathikus einen tiefgehenden Einfluß auf seine Funktionen haben[3]). Wir erfuhren, daß seine Erregbarkeit, seine Leitungsfähigkeit, ferner die zeitliche Folge der Kontraktionen und ihr Ausmaß keine unveränderlichen Größen darstellen, vielmehr von den genannten Nervensystemen aus beeinflußbar sind. Weiterhin lernten wir kennen, daß bestimmte Stoffe, die unter deren Einfluß zur Wirkung gelangen, in das den einzelnen Vorgängen zugrunde liegende Geschehen in der Herzmuskulatur eingreifen[4]). Sollten nicht in diesen Feststellungen Erscheinungen vorliegen, die für die gesamte Muskulatur Bedeutung haben?[5]) In dieser Richtung durchgeführte Versuche geben Anhaltspunkte dafür, daß das in der Tat der Fall ist. So wurde ein nicht durchbluteter M. gastrocnemius des Frosches mit Einzelreizen von der 7., 8. und 9. Wurzel aus ermüdet[6]). Wurde jetzt der Grenzstrang 20 bis 60 Sekunden lang faradisch gereizt, dann trat nach einer Latenz von 10 bis 30 Sekunden eine Zunahme der Größe der Einzelzuckungen auf. Sie hielt mehrere Minuten lang an. Es liegt eine positiv inotrope Wirkung vor. Auch bei isometrischer Versuchsanordnung ließ sich zeigen, daß die Spannung im Tetanus nach Reizung des Sympathikus ganz erheblich zunahm. Auch war die Ermüdung verzögert. Wir können diese Wirkung mit derjenigen des N. accelerans am Herzen in Parallele setzen. Auch eine bathmotrope Wirkung war nachweisbar[7]). Die Erregbarkeit stieg unter dem Einfluß der Sympathikusreizung deutlich an. In Übereinstimmung mit der durch Reizung des N. sympathicus hinausgeschobenen Ermüdung ist der Sauerstoffverbrauch während der Muskeltätigkeit größer.

Von den erwähnten Gesichtspunkten aus gelangt man zu der Vorstellung, daß der N. sympathicus umstimmend auf die Muskelfasern einwirkt und damit ihre Anpassung an bestimmte Anforderungen herbeiführt[8]). Seine Funktion erfüllt er als ein Anteil von Reflexbogen. Wir werden später noch erfahren, daß er bei der Reflextätigkeit allgemein eine bedeutsame Rolle spielt. Das sympathische und parasympathische Nervensystem

---

[1]) *E. Büttner:* Z. f. physiol. Chemie. **161**. 282 (1926). — [2]) Vgl. hierzu u. a. *N. Takahashi: Pflügers* Archiv. **193**. 322 (1922). — *Ken Kuré, T. Shinosaki, M. Kishimoto, M. Sato, N. Hoshino* u. *Y. Tsukyi:* Z. f. d. ges. exper. Medizin. **28**. 244 (1922). — [3]) Vgl. Physiologie II, Vorlesung 8. — [4]) Vgl. Physiologie II, S. 204ff. — [5]) Vgl. hierzu *L. A. Orbeli:* Bull. de l'Institut Lessheft. **6**. Leningrad 1923; Festschrift f. Pawlow. Leningrad 1923; Berichte des 2. physiol. Kongresses in Leningrad 1926. — [6]) *A. G. Ginetzinsky:* Russ. physiol. Journ. **6**. 225 (1923). — Vgl. die gegenteilige Ansicht bei *H. Wastle:* J. of physiol. **60**. 8 (1925). — [7]) *N. N. Streltzoff:* Russ. physiol. Journ. 1926. — Vgl. ferner Berichte des 2. physiol. Kongresses in Leningrad 1926. — [8]) Vgl. hierzu auch *H. Piéron:* Rev. neurol. **27**. 986 (1920).

dürfen nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse nicht mehr, wie das früher der Fall war, nur als „Eingeweidenerven" betrachtet werden. Ihre Bedeutung ist eine viel umfassendere. Wie wir früher[1]) schon hervorgehoben haben, stellen die genannten Nervensysteme mit ihren Zentren und Bahnen Anteile des gesamten Nervengewebes von überragender Bedeutung dar. Sie stehen mit dessen anderen Systemen in innigster Beziehung. Ihr Einfluß erstreckt sich weit über das Gebiet der glatten Muskulatur und der Zellen der Inkretions-, Sekretions- und Exkretionsorgane hinaus auf die gesamte quergestreifte Muskulatur. Neuerdings sind auch unmittelbare Beziehungen zu manchen Sinneszellen festgestellt[2]). Wir gehen nicht fehl, wenn wir annehmen, daß das sympathische und das parasympathische Nervensystem ganz allgemein da eingesetzt werden, wo es sich darum handelt, Selbstregulationen und vor allem Anpassungsvorgänge durchzuführen. Fortlaufend ändern sich die Anforderungen, die an die einzelnen Zellarten gestellt werden. Es bedingt dies, daß diesen entsprechend Bedingungen in ihnen geschaffen werden müssen, die bestimmten Reizen zunächst in quantitativer Weise eine andere Wirkung ermöglichen, als ohne die erfolgte Umstimmung. Bald wird die Reizschwelle erniedrigt, bald erhöht. Darüber hinaus sind auch qualitativ verschiedene Wirkungen möglich, wenn in Zellen die Ionenkonzentration, die Permeabilität, der Quellungsgrad von kolloiden Teilchen u. s. w. verändert wird. Ein Teilgebiet derartiger Funktionen stellt die Umstimmung der quergestreiften Muskelfaser dar.

In diesem Zusammenhang gewinnen Berichte eine tiefere Bedeutung und locken zugleich zu genauerer Feststellung, wonach unter großen Erregungen, wie Zorn, Angst u. s. w. Kraftleistungen von Muskeln zustande kommen sollen, die weit über das gewöhnliche Maß hinaus gesteigert sind. Nun wissen wir, daß bei Affekten das sympathische Nervensystem beteiligt ist. Es ist wohl möglich, daß bei starken, von diesem ausgehenden Impulsen die zugehörige Muskulatur zu besonders hohen Leistungen getrieben wird.

Die Feststellung, daß der quergestreifte Muskel in so inniger Beziehung zu zerebralen bzw. zerebrospinalen und zu sympathischen (und auch parasympathischen) Bahnen steht, und vor allem die Ausbildung jenes Übergangssubstrates, das Nerv und Muskel zu einer funktionellen Einheit verknüpft, hat der Frage gerufen, welchen Einfluß die Entnervung auf die Muskelfasern hat. Bleiben sie ohne Zuleitung von Impulsen von seiten des Nervensystems funktionstüchtig? Die Erfahrung zeigt zunächst, daß Muskeln, die zwar im Besitze ihrer Innervation sind, jedoch in ihrer Tätigkeit stillgelegt sind, mehr oder weniger stark an Volumen abnehmen und zugleich an Kraft einbüßen. Man hat von einer Inaktivitätsatrophie gesprochen. Jedes Fehlen funktioneller Reize führt zur Atrophie von Muskeln. Auch dann, wenn z. B. durch Ablösung eines Muskels von seinem einen Ansatzpunkt, bzw. nach Durchschneidung der Sehne[3]) verhindert wird, daß er seine

[1]) Physiologie II, Vorlesung 21. — [2]) *W. R. Hess* u. *F. Lehmann: Pflügers* Archiv. **211**. 603 (1925). — *Juriew:* Verhandl. d. 2. Kongr. d. russ. Physiologen zu Leningrad 1926. — [3]) Vgl. hierzu: *Alex. Audova:* Skand. Arch. f. Physiol. **44**. 1 (1923). — *Alex. Lipschütz* u. *Alex. Audova:* J. of physiol. **55**. 300 (1921).

ursprüngliche Länge und damit eine bestimmte Dehnung einnehmen kann, erfolgt Verminderung des Muskelvolumens. Ohne Zweifel kommen bei der Ausbildung von Atrophien mannigfaltige Momente in Betracht. Vor allem dürfte auch die veränderte Blutversorgung eine Rolle spielen. Die Muskeltätigkeit ist, wie wir mehrfach hervorgehoben haben, von einer gesteigerten Durchblutung begleitet. Dazu kommt, daß die Muskelkontraktion und -erschlaffung den Blutzu- und -abfluß bald fördert, bald hemmt. Es werden dadurch Bedingungen geschaffen, unter denen die Muskelzellen ihren Stoffwechsel voll entfalten können. Abbauvorgänge lösen Aufbauprozesse aus. Fehlt die Muskeltätigkeit, dann leidet ohne Zweifel die Ernährung des Muskelgewebes. Bei der Inaktivitätsatrophie werden die Muskelfasern schmäler und kernreicher. Besonders rasch erfolgt Atrophie von Muskeln, wenn die motorische Innervation aufgehoben ist, sei es nun, daß der motorische Nerv in der Peripherie unterbrochen ist, oder aber ihm zugehörige Vorderhornzellen ausgeschaltet sind — Folge in beiden Fällen schlaffe Lähmung —, oder sei es, daß zerebrale Zentren oder die von ihnen ausgehenden, zu den motorischen Vorderhornzellen ziehenden Bahnen versagen — Folge spastische bzw. paretische Lähmung. Man hat in allen diesen Fällen von einer neurotischen Atrophie gesprochen. Der Funktionsausfall ist bei der ersteren Art der Störung der Innervation des Muskels ein viel schwererer als bei Störungen innerhalb des kortikospinalen Anteiles des motorischen Nervensystems. Im letzteren Falle sind die spinalen Reflexbogen noch in Funktion, wodurch die Übertragung von Erregungen auf das Muskelgewebe gesichert ist. Von diesen Gesichtspunkten aus ist es verständlich, daß bei einem Ausfall der Funktionen im Gebiete des „2. Neurons" die Atrophie der zugehörigen Muskulatur rasch vor sich geht[1]) und bei vollständiger Ausschaltung aller Impulse schließlich zum völligen Schwinden führt, während bei einem Funktionsausfall im Gebiete des 1. Neurons sie sich allmählich ausbildet und keine so hohen Grade erreicht, wie bei dem eben genannten Sitz der Störung. Von großem Interesse ist, daß weitgehend atrophierte Muskeln sich wieder erholen können, sobald sie wieder in Beziehung zu Nerven treten. Wir wollen nur kurz streifen, daß der entnervte Muskel im Anschluß an Veränderungen seines Zellinhaltes und schließlich auch seiner Struktur mehr und mehr seine besonderen Eigenschaften, wie Elastizität, Härte u. s. w. einbüßt. Seine Erregbarkeit verändert sich[2]). Er antwortet auf Reize mit veränderten Zuckungsformen[3]). Die S. 186 geschilderte *Eckard-Pflüger*sche Zuckungsregel zeigt Abweichungen. Nutzzeit[4]) und Chronaxie[5]) sind verändert u. s. w. Man hat von einer Entartungsreaktion gesprochen. Es ist verständlich, daß sie mannigfache Erscheinungen zeigt, weil sich der Zustand der Muskelfasern im Laufe der Zeit mehr und mehr verändert. Es zeigt sich

---

[1]) Vgl. hierzu auch *A. Slauck:* Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **71**. 352 (1921). — [2]) Vgl. u. a. *V. Scaffidi* u. *C. Baio:* Arch. di scienze biol. **5**. 105 (1923). — [3]) Vgl. *L. de Caro:* Arch. di scienze. **8**. 140 (1926). Hier finden sich weitere Literaturangaben. — [4]) Vgl. *W. Achelis* u. *M. Gildemeister:* Deutsches Arch. f. klin. Med. **117**. 586 (1915). — [5]) Vgl. z. B. *Bourguignon:* La chronaxie chez l'homme. Paris 1923. — *G. Grund:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **85**. 156 (1925). Vgl. auch Vorlesung 6.

dies auch an der Veränderung seiner Zusammensetzung[1]). Auch der Stoffwechsel zeigt selbstverständlich Veränderungen[2]).

Das Muskelgewebe besitzt die Fähigkeit der Regeneration[3]),[4]). Ferner kann auf erhöhte Beanspruchung eine Hypertrophie erfolgen[5]). Es handelt sich dabei nicht um eine Neubildung von Muskelfasern, vielmehr werden diese dicker, und zwar unter Vermehrung des Sarkoplasmas. Umstritten ist, ob auch die Fibrillen an Zahl zunehmen. Vielleicht spielt dabei die Art der Beanspruchung des Muskels (auf Kraft, Schnelligkeit, Ausdauer) eine Rolle. Durch Übung wird im allgemeinen weniger die Einzelleistung der Muskeln als deren Ausdauer gesteigert. Von großem Interesse ist die Beobachtung, daß bei Eingipsung von Extremitäten von Kaninchen und Katzen gefunden wurde, daß dann, wenn die Beugemuskeln in entspannter und die Streckmuskeln in gespannter Stellung fixiert wurden, die ersteren atrophieren, während die letzteren hypertrophieren. Waren die Strecker entspannt und die Beuger gespannt, dann war das Ergebnis in dem Sinne das gleiche, als die ersteren atrophierten und die letzteren hypertrophierten[6]). Ob einzig und allein die vermehrte Spannung — diese darf übrigens nicht zu groß gewählt werden, weil sie sonst zur Atrophie führt — Ursache der Zunahme des Volumens der gespannten Muskeln war, steht nicht fest, weil die Tiere in den Verbänden herumliefen. Es ist wohl möglich, daß hierbei die gespannten Muskeln, wenn auch in beschränktem Ausmaße, betätigt wurden, während die entspannten, weil ihre Ansatzpunkte sich zu stark genähert waren, keine Arbeitsleistung vollführen konnten.

---

[1]) Vgl. hierzu: *T. Rumpf* u. *O. Schumm:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **20**. 445 (1901). — *G. Grund:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **67**. 393 (1912); **71**. 129 (1913). — *Alex. Audova:* Skand. Arch. f. Physiol. **44**. 1 (1923). — *Theophile Cahn:* Dégénérescence Inaug.-Diss. Straßburg 1926. — [2]) Vgl. z. B. *B. Tafuri:* Arch. di scienze biol. **8**. 24 (1926). — [3]) Vgl. u. a. *C. Nauwerck:* Über Muskelregeneration nach Verletzungen. G. Fischer, Jena 1890. — *M. Askanazy:* Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. **125**. 520 (1891). — *A. Schmincke:* Beitr. z. pathol. Anat. u. allg. Pathol. **45**. 424 (1909). — [4]) Von größtem Interesse sind Versuche, einen gelähmten Muskel durch Einpflanzung eines solchen, der mit seinen Nerven in Verbindung steht, wieder unter Nerveneinfluß zu bringen. Vgl. u. a. *J. E. Stewart:* J. of bone a. joint surg. **7**. 948 (1925). — [5]) Vgl. u. a. *G. Schwalbe* u. *R. Mayeda:* Z. f. Biol. **27**. 482 (1890). — *B. Morpurgo:* Arch. f. pathol. Anat. und Physiol. **150**. 522 (1897). — [6]) Vgl. hierzu *A. W. Meyer:* Mitt. a. d. Grenzgebieten d. Med. u. Chir. **35**. 651 (1922). — *C. Froboese:* Ebenda. **35**. 683 (1922).

Vorlesung 15.

Die besonderen Funktionen der Muskeln in ihren Beziehungen zum Skelett.

Gliedermechanik. Die Funktion ein- und mehrgelenkiger Muskeln. Kettenwirkung von Muskeln. Aktive und passive Insuffizienz. Synergisten und Antagonisten in ihren gegenseitigen Beziehungen bei einzelnen Bewegungsvorgängen. Die verschiedenen Gelenkarten. Die Funktionen des Knochenmarkes. Der Feinbau des Knochengewebes.

Wir haben bisher im wesentlichen den Muskel losgelöst von seinen Beziehungen zu jenem Gewebssystem, mit dem er unmittelbar verbunden ist, und an dem sich seine Tätigkeit auswirkt, nämlich dem Knochensystem, betrachtet. Wir haben die Eigenschaften des Muskelgewebes kennengelernt und uns insbesondere über die Abhängigkeit seiner Funktionen von seinem Zustand und ferner über dessen Beeinflussung durch auf es übertragene Erregungen unterhalten. Wir sprachen von isotonischen und isometrischen Zustandsänderungen der Skelettmuskeln und erfuhren, daß mit wenig Ausnahmen in unserem Organismus Länge und Spannung sich gemeinsam ändern, wenn es zu ihrer Tätigkeit kommt. Wir erinnern uns dabei der im tätigen Muskel vor sich gehenden Stoffwechselvorgänge (vgl. S. 310ff.) und des energetischen Geschehens und sind des Umstandes eingedenk, daß neben Feststellung von Gelenken (Versteifungen) die Erteilung von Beschleunigungen, sei es, daß der ganze Organismus einen Ortswechsel vollzieht, sei es, daß nur Anteile von ihm ihre gegenseitigen Lagebeziehungen verändern, die wesentlichsten Aufgaben der Muskulatur darstellen.

Es verbleibt uns nun noch, die Auswirkungen der Muskeltätigkeit im Organismus selbst kennenzulernen. Wir begeben uns damit auf eines der wichtigsten und interessantesten Gebiete der Biologie — wichtig, weil nur eine genaue Kenntnis der Funktionen jedes einzelnen Muskels die Möglichkeit schafft, Störungen zu erkennen und so weit als möglich in ihren Folgen zu beseitigen. Nun haben wir bereits bei der Besprechung der Funktionen der Augenmuskeln darauf aufmerksam gemacht, daß die Auswirkung der Tätigkeit des einzelnen Muskels nur im Zusammenhang mit dem Funktionszustand der anderen Muskeln, die in den von ihm durchgeführten Bewegungsvorgang eingreifen können, beurteilt werden kann[1]). Ein und derselbe Muskel kann je nach der Förderung

[1]) Vgl. Physiologie III, S. 270.

oder Gegenwirkung (Hemmung), die er von anderen Muskeln aus erfährt, ganz verschiedene Wirkungen entfalten. Es sei in dieser Richtung auch auf das Zusammenwirken von Agonisten und Antagonisten verwiesen. Auch hier haben wir ein Zusammenspiel von Muskelgruppen, das für das Ergebnis der Funktion von beiden ausschlaggebend ist. Wir haben es in keinem Falle mit der Wirkung nur eines Muskels zu tun, vielmehr kommt immer ein Zusammenwirken verschiedener Muskelarten in Betracht. Es kann dabei in außerordentlich sinnfälliger Weise zu einer in bestimmter Richtung festgelegten Auswirkung der Muskeltätigkeit kommen. Als Beispiel sei die Wirkung des M. sternocleidomastoideus, je nachdem der Kopf beweglich oder aber festgelegt ist, angeführt. Im ersteren Falle wendet er den Kopf mit der Nase nach der anderen Seite unter Neigung nach der gleichen Seite. Dabei wickelt er sich aus seiner spiraligen Lage ab, bis er gerade gerichtet ist. Ist jedoch der Kopf durch die Wirkung anderer Muskeln festgestellt, dann wirkt sich seine Kontraktion in einer Hebung des Schlüsselbeins und vor allem des Brustkorbes aus. Ferner kann es bei unbeweglicher Halswirbelsäule, wenn sich die Mm. sternocleidomastoidei beider Seiten kontrahieren, zu einem Kippen des Kopfes nach hinten kommen, weil ihre Insertion am Kopfe größtenteils hinter der gemeinsamen Querachse der beiden Atlanto-occipital-Gelenke liegt. Ein weiteres Beispiel dieser Art stellt die Funktion des M. pectoralis minor dar. Dieser Muskel wirkt bei Festlegung der Schulter als Heber der 3. bis 5. Rippe und bei festgelegtem Brustkorb als Ein- und Abwärtszieher der Schulter. Ein weiteres Beispiel für eine durch besondere Bedingungen geschaffene Muskelwirkung stellt der Klimmzug dar. Bei fixierten Armen kommt es zu einer Hebung des Rumpfes durch Muskeln, die von diesem zum Arm ziehen[1]).

Wollten wir die Funktionen jedes einzelnen Muskels unseres Organismus kennenlernen, dann müßten wir uns in allen Einzelheiten mit den Bedingungen vertraut machen, unter denen jeder seine Wirkung entfalten kann. Dazu gehört eine genaue Kenntnis des Verlaufs des einzelnen Muskels — seines Ursprunges und seines Ansatzes — und des in Frage kommenden Gelenkes. Es kommt dabei nicht nur die Konfiguration des letzteren in Betracht, sondern es sind auch alle jene Faktoren zu berücksichtigen, die seiner Bewegungsfreiheit Grenzen auferlegen. Es interessiert uns dabei weniger, zu erfahren, welche Bewegungen an den Skeletteilen selbst möglich sind, als jene Bewegungsmöglichkeiten in ihren Ausmaßen kennenzulernen, die unter gewöhnlichen Verhältnissen in Frage kommen. Die Gelenkkapsel, die Gelenkbänder, Muskelsehnen und -bäuche und schließlich auch die Haut mit ihren Beigeweben — Unterhautzellgewebe —, setzen der Bewegung in den einzelnen Gelenken mehr oder weniger große Widerstände entgegen. Dazu kommt, daß sich auch die Stellung des Gelenkes geltend macht, von der aus eine Bewegung erfolgen soll. Vor allem fesseln in dieser Hinsicht Muskeln unser Interesse, die über mehrere Gelenke hinübergreifen.

[1]) Vgl. über die Analyse der beim Klimmzug wirksamen Kräfte: *Dora Hanf* u. *Hans Bethe: Pflügers* Archiv. **212**. 403 (1926).

Eine gründliche Darstellung der Muskelwirkungen mit Einschluß der Mechanik der in Frage kommenden Gelenke bedeutet nichts anderes, als eine lückenlose Darstellung der Anatomie des Skelettes und der gesamten Skelettmuskulatur. Sie bildet die Grundlage, von der wir ausgehen müßten. Sie allein vermag jedoch nicht ohne weiteres das zu bieten, was wir von so vielen Gesichtspunkten aus anzustreben haben, nämlich die Kenntnis der Zusammenwirkung von Muskelgebieten bei bestimmten Bewegungsvorgängen. Es zeigt sich hier in ganz besonders eindrucksvoller Weise, daß uns das Studium der einzelnen Gelenkarten, und die aus Ansatz und Ursprung und sonstigen anatomischen Besonderheiten erschlossene Wirkungsweise des einzelnen Muskels wohl viele interessante Ergebnisse erschließen kann, jedoch vermag es nicht zu Feststellungen zu führen, die über die unter gewöhnlichen Verhältnissen in Betracht kommenden Bewegungsarten befriedigenden Aufschluß geben. Wir haben es, wie schon oben betont, nie mit der Wirkung nur eines Muskels zu tun, wobei sogar ein solcher in seinen verschiedenen Anteilen ganz verschiedene Wirkungen entfalten kann. So zieht z. B. der vordere Rand des M. deltoideus den Arm nach vorne, während sein hinterer Anteil ihn nach hinten bewegt[1]). Immer findet bei Bewegungsvorgängen ein Zusammenwirken mehrerer Muskeln statt, wobei es sich teils um ein solches von Synergisten, teils von Antagonisten handelt, wobei wir uns des Umstandes bewußt bleiben, daß die Beziehung von Muskeln zueinander, sei es nun im Sinne der Gemeinsamkeit des Geschehens — Synergisten —, sei es in demjenigen eines entgegengesetzten Vorganges — Spannung (Agonist) und Entspannung (Antagonist) —, jeweilen nur vom Stande jeder einzelnen Phase eines Bewegungsvorganges aus beurteilt werden darf, d. h. es kann in diesem Augenblick ein Muskel Agonist und der andere Antagonist sein, und im nächsten kann die Funktion beider Muskeln wechseln. Endlich können Agonist und Antagonist Synergisten werden, z. B. wenn es sich darum handelt, ein Gelenk zu versteifen. Wir müssen bei der Verfolgung des bei einem bestimmten Bewegungsvorgang vor sich gehenden Geschehens, sei es nun der Feststellung der Veränderung in der Stellung von Skeletteilen zueinander, sei es der Sicherstellung der in Tätigkeit befindlichen Muskulatur, von diesem selbst ausgehen und den Versuch unternehmen, den ganzen komplizierten Vorgang in allen seinen Teilfunktionen aufzuklären. Wir möchten an dieser Stelle mit allem Nachdruck betonen, wie außerordentlich wichtig gerade dieses Gebiet der gesamten Biologie ist, und wie weitgehend sich tiefer schürfende Forschungen über das einzelne Geschehen bei Bewegungsvorgängen in den verschiedensten Richtungen auswirken. Mit aller Energie ist der Kampf gegen das Krüppeltum aufgenommen worden. Unvergleichliche Erfolge sind von Orthopäden schon erzielt. Umstellung von Muskelwirkungen durch Verpflanzung von Sehnen gibt Gliedmaßen verlorengegangene Funktionen wieder[2]). Unübersehbar groß sind Bewegungs-

[1]) Vgl. über die Funktion des M. deltoideus und über das Heben des Oberarmes: *B. Stookey:* Arch. of neurol. a. psych. 4. 323 (1920). — [2]) Vgl. hierzu *Nicoladoni:* 54. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Salzburg. 1880. — *Gluck:* Deutsche med. Wochenschr. Nr. 48 (1884). — *Fritz Lange* im Handbuch der orthopädischen Chirurgie (herausgegeben von *Joachimsthal*). 265.

störungen aller Art im Anschluß an Skelett- und insbesondere Gelenkveränderungen. Sie wirken sich nicht nur in einer mehr oder weniger verminderten Bewegungsfähigkeit und damit in einer Beschränkung der möglichen Berufe und ihrer vollwertigen Ausübung aus, sondern sie machen sich viel öfter, als man gewöhnlich annimmt, im gesamten Organismus geltend. Eine an und für sich vielleicht unbedeutende Ungleichheit in der Länge der unteren Extremitäten wirkt sich in der Gestaltung der Wirbelsäule aus. Ferner zeigt sich eine veränderte Stellung des Beckens. Die Abweichung der Wirbelsäule von ihrer normalen Gestaltung wirkt sich wiederum auf die Ausbildung der Rippen aus. Der ganze Brustkorb wird mehr oder weniger stark in Mitleidenschaft gezogen. Das hat wiederum zur Folge, daß sein Inhalt unter Bedingungen steht, wie sie sonst nicht anzutreffen sind. Die Atmung und der gesamte Kreislauf sind in ihrer Durchführung in hohem Maße von der Gestaltung des den Lungen und dem Herzen zur Verfügung stehenden Innenraumes abhängig. Liegen Beschränkungen vor, oder kommt es gar zu Verlagerungen von Organen, dann leidet die Versorgung der Gewebe mit Nahrungsstoffen. Das hat, wie leicht einzusehen ist, weitere Folgen.

Wir erkennen aus dieser flüchtigen Darstellung, von wie großer Bedeutung eine genaue Kenntnis der Abhängigkeit aller im Organismus sich vollziehenden Vorgänge voneinander ist. Jedes einzelne Geschehen hat bestimmte Bedingungen, die von anderer Seite her geschaffen werden, zur Voraussetzung, und es selbst schafft wieder solche für andere Vorgänge. Haben wir beim einzelnen Organ bzw. Gewebe im Kleinen Kettenvorgänge vor uns, die seine Funktionen bestimmen, so gibt uns das Geschehen im gesamten Organismus einen großartigen, unendlich vielgestaltigen Kettenprozeß wieder. Wir müssen immer wieder unseren Blick vom Einzelvorgang hinweg auf die Gesamtheit aller Leistungen des Organismus schweifen lassen, wollen wir den Zusammenhang zwischen den Ergebnissen der mühsamen Spezialarbeit des einzelnen Forschers und jenen Vorgängen wahren, die als Gesamtleistungen irgendeines Organsystems in Frage kommen. Unübersehbar groß sind die Schädigungen, die vom Ungeborenen an während der ganzen Entwicklungszeit und schließlich bis ins Greisenalter auf den Menschen einwirken können. Selten finden sich harmonische Ausbildung des Körpers und des Geistes vereint. Es bedeutet eine gesunde Reaktion, daß der körperlichen Ertüchtigung immer mehr Aufmerksamkeit gewidmet wird. Auf keinem Gebiete der ärztlichen Tätigkeit läßt sich in so sinnfälliger Weise dartun, wie unendlich viel besser Schäden vorbeugen als entstandene beseitigen bzw. mildern ist! Die gewaltige Verantwortung, die auf allen denen liegt, die der körperlichen Gesundung der Jugend und damit des Volkes zu dienen haben, erfordert genaue Kenntnis der Wechselbeziehungen der einzelnen Organsysteme

---

G. Fischer, Jena 1905—1907; hier finden sich zahlreiche Literaturangaben; vgl. insbesondere Z. f. orthopäd. Chir. 8. Heft 1 (1900); Fortschritte der Therapie. September 1926; Verhandl. des 20. Kongresses der Deutschen orthopäd. Gesellschaft. 211 (1926). — *Otto Beck*: Arch. f. orthopäd. u. Unfall-Chirurgie. **20**. 64 (1922). — *K. Biesalski* u. *L. Mayer*: Die physiologische Sehnenverpflanzung. J. Springer, Berlin 1916. — *P. Pitzen*: Z. f. orthopäd. Chirurgie. 47. 385 (1926).

zueinander und vor allem klare Erkenntnis der Funktionen der einzelnen Muskelgruppen in Hinsicht auf ihren Einfluß auf die Stellung der einzelnen Skeletteile zueinander. Vor allem sind es die Vorgänge des Stehens und Gehens, die unser Interesse in hohem Maße fesseln.

Müssen wir es uns auch aus naheliegenden Gründen versagen, das gesamte Gebiet der Muskelwirkungen unter Einschluß der durch sie hervorgebrachten Bewegungsvorgänge unter Zugrundelegung der Veränderungen der Stellung von Skeletteilen zueinander darzustellen, so wollen wir um so mehr mit allem Nachdruck dazu anregen, an Hand der vorhandenen Spezialwerke[1]), Statik und Dynamik des gesamten Organismus mit allen ihren Auswirkungen von Grund aus zu studieren[2]). Unsere Aufgabe soll es sein, an Hand einiger Beispiele zu zeigen, in welcher Richtung geforscht wird.

Zunächst sei hervorgehoben, daß viele Extremitätenmuskeln auf die langen Knochen wie auf H e b e l wirken. In manchen Fällen finden wir das Prinzip des e i n a r m i g e n H e b e l s verwirklicht. Es ist dies dann der Fall, wenn der Angriffspunkt des Muskels und der Belastungspunkt auf derselben Seite des Drehpunktes liegen, und zwar befindet sich der erstere oft sehr nahe dem letzteren. Es hat dies zur Folge, daß bei der Kontraktion des Muskels die Schnelligkeit der Bewegung am Ende des Hebelarmes stark vergrößert wird, zugleich wird allerdings an Kraft eingebüßt. Als Beispiele von Muskeln, die auf die ihnen zugeordneten Skeletteile wie auf einarmige Hebel wirken, seien der M. biceps und der M. deltoideus genannt. Denken wir uns eine Last auf die Hand gelegt, und bewegen wir durch Kontraktion des M. biceps den Unterarm gegen den Oberarm, dann gewinnen wir ohne weiteres einen klaren Einblick in die geschilderten Verhältnisse. Der genannte Muskel greift sehr nahe dem Drehpunkt des Gelenkes an. Eine geringe Bewegung im Ellbogengelenk bedingt eine bedeutend größere der auf der Hand ruhenden Last.

Beim M. triceps liegen die Verhältnisse anders. Sein Angriffspunkt und derjenige der Last liegen nicht auf der gleichen Seite des Drehpunktes. Er wirkt auf die von ihm beeinflußten Extremitätenteile bzw. Knochen wie auf einen z w e i a r m i g e n H e b e l. Im gleichen Sinne wirken z. B. auch die Wadenmuskeln. So einfach es erscheint, die Kraft, mit der ein Muskel bei seiner Kontraktion bewegend auf den Knochen wirkt, auf Grund der Hebelgesetze zu berechnen, so kompliziert liegen

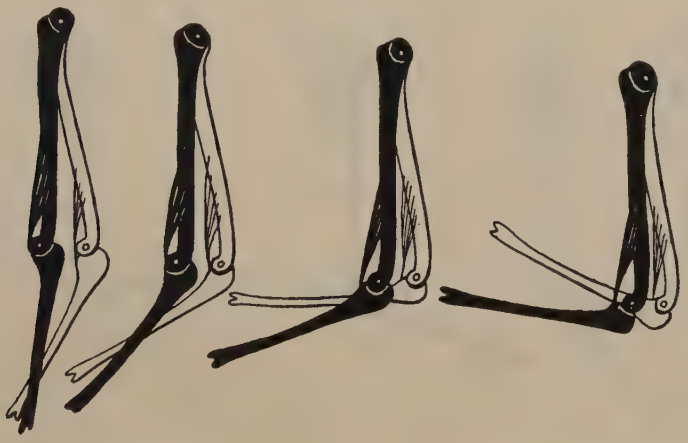
---

[1]) Vgl. hierzu in erster Linie *Hermann Braus*: Anatomie des Menschen. Bd. 1. J. Springer, Berlin 1921. — *Rudolf Fick*: Anatomie und Mechanik der Gelenke unter Berücksichtigung der bewegenden Muskeln. G. Fischer, Jena 1904—1911. — *H. Strasser*: Lehrbuch der Muskel- und Gelenkmechanik. 4 Bände. J. Springer. Berlin 1908—1917. — *R. du Bois-Reymond*: Spezielle Muskelphysiologie oder Bewegungslehre. August Hirschwald, Berlin 1903. — *Heinrich von Recklinghausen:* Gliedermechanik und Lähmungsprothesen. Bd. I. Studien über Gliedermechanik, insbesondere der Hand und der Finger. J. Springer, Berlin 1920. — [2]) Vgl. insbesondere *O. Fischer*: Abhandl. d. math.-physikal. Kl. d. sächs. Akad. d. Wissensch. **20**. 1 (1893); **23**. 514 (1897); Z. f. Mathem. u. Physik. **47**. 429 (1902). — *A. Fick. Pflügers* Archiv. **75**. 341 (1899). — *R. Grammel*: im Handbuch der biol. Arbeitsmethoden (herausgegeben von *Emil Abderhalden*). Abt. V, Teil 5 A. 245 (1924). — *Ernst Fischer* u. *Wilh. Steinhausen*: im Handbuch der normalen und pathol. Physiol. (herausgegeben von *A. Bethe, G. von Bergmann, G. Embden* u. *A. Ellinger*). 8. 619. J. Springer, Berlin 1925.

vielfach die Verhältnisse, indem nämlich während des Bewegungsvorganges sich z. B. die Richtung des Muskelzuges zum Knochen ändert. Es wird somit die Kraft, mit welcher der Muskel auf diesen einwirkt, je nach dessen Stellung verschieden groß sein[1]).

Ein Blick auf den Bau der einzelnen Muskeln — Verlauf der Fasern — und die Beziehungen von Ursprungs- und Ansatzpunkt zeigt uns, wie mannigfaltig in unserem Organismus die Bedingungen für die einzelne Muskelwirkung sind. Die Bezeichnungen Ursprung und Ansatz haben nur einen relativen Wert und dienen nur zur Verständigung, sie beziehen sich jedoch nicht auf ein für allemal festgelegte funktionelle Beziehungen. Es wirkt jeder Muskel bei seiner Kontraktion auf seine beiden Endpunkte mit genau

Abb. 119.



Wirkung des M. brachialis auf das Ellbogen- und Schultergelenk. Es bedeutet jeweilen die dunklere Zeichnung die Ausgangsstellung und die hellere die Endstellung.

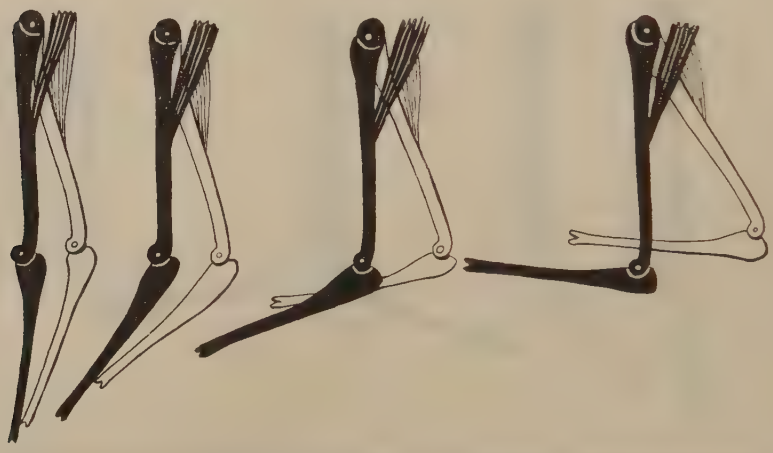
der gleichen Kraft. Maßgebend für die Größe der Bewegung der beiden Endpunkte ist der mehr oder weniger große Widerstand, den diese darbieten. Wir haben bereits S. 367 des Umstandes gedacht, daß bald der eine, bald der andere Punkt der festgelegte oder umgekehrt der bewegliche sein kann. Ferner wirken vielfach Muskeln so, daß beide Punkte — der Ursprungs- und Ansatzpunkt — ihre Lage verändern. Ein Blick auf die Abb. 119[2]) zeigt uns einen solchen Fall. Es ist in dieser dargelegt, wie bei jeder Bewegungsphase der Oberarmknochen und die Elle sich fortgesetzt so weit verschieben, bis der Schwerpunkt unter dem Aufhängepunkt liegen bleibt. Die Bewegung des ersteren hat eine Änderung seiner Stellung — Rückwärtsstreckung — im Schultergelenk zur Folge. Dieser Umstand ist von der größten

[1]) Vgl. über die in Frage kommenden physikalischen Gesetze *Otto Fischer*: Medizinische Physik. 314 ff., 336 ff. S. Hirzel, Leipzig 1913. — *Alfred Lechner*: Enzyklopädie der Mechanik. L. W. Seidel u. Sohn, Wien 1923. — [2]) Entnommen: *O. Fischer*: Medizinische Physik. S. 420. l. c. Zitat [1]), diese Seite.

Wichtigkeit. Wir erkennen, daß unter natürlichen Verhältnissen eine im Ellbogengelenk stattfindende Stellungsänderung von Ober- und Unterarm auch dann sich im Schultergelenk auswirkt, wenn der diese bedingende Muskel — M. brachialis — in gar keiner Beziehung zu diesem steht und auch gar nicht über es hinwegführt. Eine Behinderung in einem Gelenk, in dem Skelettanteile zusammenstoßen, von denen der eine an einer in einem anderen Gelenk stattfindenden Bewegung teilnimmt, kann, wie leicht ersichtlich, diese beeinträchtigen. Ein weiteres Beispiel der gleichen Art zeigt die Abb. 120[1]), in der dargestellt ist, wie der M. coraco-brachialis Schulter- und Ellbogengelenk beeinflußt[2]).

In manchen Fällen ist die Bewegungsmöglichkeit und -richtung ohne weiteres eine gegebene. Es ist dies z. B. bei jenen Muskeln der Fall, die von einem Skeletteil entspringen und in einem Weichteil

Abb. 120.



Wirkung des M. coraco-brachialis auf Schulter- und Ellbogengelenk. Dunklere Zeichnung = Ausgangsstellung, hellere = Endstellung.

enden, oder aber von einem unbeweglichen Skeletteil ausgehen und mit einem beweglichen verbunden sind. Beispiele dieser Art sind der M. azygos uvulae, M. levator veli palatini, M. stylo-glossus, M. stylo-pharyngeus, ferner jene Muskeln, die in die Haut einstrahlen. Alle genannten Muskeln besitzen ein unveränderliches Punctum fixum. Das gleiche ist der Fall bei den die Ohrmuschel bewegenden Muskeln. Auch der M. rhomboideus gehört hierher. Besondere Aufmerksamkeit lenken jene Muskeln auf sich, die während ihres Verlaufes starke Abweichungen von der Ursprungsrichtung aufweisen. Es sei in dieser Hinsicht an den Verlauf des M. obliquus oculi superior und des M. tensor tympani erinnert. Auch der M. tensor veli palatini und der M. obturator internus zeigen ein solches Verhalten.

---

[1]) Entnommen: *O. Fischer*: l. c. S. 421. Zitat [1]), S. 371. — [2]) Vgl. auch über die Abhängigkeit der Funktion des M. triceps brachii von der Stellung des Vorderarmes im Ellbogengelenk: *R. Cassirer*: Monatschr. f. Psychiatr. u. Neurol. **52**. 1 (1922).

Wir kennen ferner Muskeln, die eine zweifache Wirkung aufweisen. So ist der M. biceps brachii zugleich Flexor und Supinator. Gewöhnlich kommen bei seiner Betätigung beide Wirkungen zur Geltung, ja es wird die Ausführung von nur einer der beiden Bewegungen unmöglich gemacht, wenn diejenige der anderen verhindert wird. Man kann diese Feststellung leicht an sich selbst machen. Man proniert den Vorderarm so stark als nur möglich und beugt dann den Arm im Ellbogengelenk. Es bleibt der M. biceps dabei ganz schlaff. Wird der Arm im Ellbogengelenk vollkommen gestreckt, dann erfolgt die Supination nur mit dem M. supinator brevis. Ein weiteres Beispiel bietet der M. masseter dar. Er hebt den Unterkiefer und zieht ihn zugleich nach vorne. Zieht man den gesenkten Unterkiefer stark nach hinten und hebt ihn in dieser Stellung, dann beteiligt sich ausschließlich der M. temporalis. Dieser hebt den Unterkiefer und zieht ihn dabei zugleich rückwärts. Verhindert man die Rückwärtsbewegung, dann fällt die Beteiligung des genannten Muskels beim Unterkieferheben aus. Sie erfolgt in diesem Falle nur mit dem M. masseter.

In besonders hohem Grade fesseln unser Interesse Muskeln, die über mehr als ein Gelenk hinwegführen. Man hat von zwei- und vielgelenkigen Muskeln gesprochen[1]). Es ergeben sich dabei in mannigfacher Hinsicht für ihre Wirkung besondere Momente. Man kann nach *v. Baeyer* wahre mehrgelenkige Muskeln und Muskeln mit mehrgelenkigen Sehnen unterscheiden. Bei den ersteren liegt der Muskelbauch zwischen den von ihm beeinflußbaren Gelenken. Sie sind mit dem unter ihnen liegenden Knochen nur locker verbunden. Ein solcher Muskel ist z. B. der M. semitendinosus. Die Muskeln mit mehrgelenkigen Sehnen sind nach Art der eingelenkigen innig am Knochen angeheftet. Als Beispiel sei der M. extensor pollicis longus genannt. Eine besondere Art von mehrgelenkigen Muskeln stellen solche dar, die aus mehreren Anteilen bestehen, wobei diese sich nicht über die gleiche Anzahl von Gelenken erstrecken. Es entspringt z. B. der M. flexor digitorum sublimis zum Teil vom Humerus, zum Teil von der Ulna und dem Radius. Ferner inseriert der M. biceps sowohl am Radius als auch an der Faszie des Unterarmes. Es überspringt dabei die eigentliche Sehne zwei Gelenke, während der Lazertus nur über ein solches verläuft. Eine weitere Besonderheit bieten Muskeln wie der M. soleus und gastrocnemius dar. Sie setzen sich aus einem ein- und mehrgelenkigen Muskel zusammen. Schließlich sind noch die überkreuzenden und die fakultativ überkreuzenden Muskeln hervorzuheben. Hierher gehören der M. sartorius und der M. flexor carpi radialis.

Der mehrgelenkige Muskel stellt an die Analyse seiner Wirkungen ganz besondere Aufgaben, ist doch schon beim eingelenkigen, wie wir S. 371 erfahren haben, das Verhalten benachbarter Gelenke zu beachten, wie viel mehr wird ein Muskel, der verschiedene Gelenke überbrückt, Einfluß auf alle diese und darüber hinaus unter Umständen

[1]) Vgl. hierzu *O. Fischer*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1894. Theoretische Grundlagen für eine Mechanik des lebenden Körpers. Leipzig 1906. — *H. v. Baeyer*: Anat. Anz. **54**. 289 (1921); Z. f. d. ges. Anat. **64**. 276 (1922); Verhandl. d. anat. Gesellsch.; Ergänzungsheft z. Anat. Anz. **57**. 133 (1923); Z. f. orthopäd. Chirurgie. **46**. 1 (1925); Bewegungslehre und Orthopädie. Ferd. Enke, Stuttgart 1925.

auch noch auf solche haben, die nicht im Bereich seiner Ansatzpunkte an Skeletteilen liegen. Es sei zunächst der Erscheinung der Insuffizienz mehrgelenkiger Muskeln gedacht[1]). Sie kann eine verschiedene Ursache haben. So können z. B. die beiden Ansatzpunkte eines Muskels an Skeletteilen sich so stark genähert sein, daß er keine Wirkung auf das in Frage kommende Gelenk entfalten kann. Man hat in diesen Fällen von einer aktiven Insuffizienz gesprochen. Als Beispiel sei angeführt, daß der M. gastrocnemius die Plantarflexion des Fußes bei spitzwinkliger Kniestellung nicht ausführen kann. Sie kommt in diesem Falle nur durch den M. soleus zustande[2]). Eine andere Art von Insuffizienz — genannt die passive — wird dadurch bedingt, daß Muskeln bei bestimmten Gelenkstellungen so stark gedehnt werden, daß die Kontraktion anderer Muskeln beschränkt wird. So verhindert der M. gastrocnemius bei vorhandener Kniestreckung die volle Dorsalflexion des Fußes. Es sind ferner die vom Tuber ischii ausgehenden langen Beuger des Unterschenkels nicht lang genug, um bei spitzwinkliger Beugung im Hüftgelenk eine vollständige Streckung im Kniegelenk zu ermöglichen. Ein weiteres Beispiel bieten die Strecksehnen der Finger dar. Sie sind zu kurz, um bei stärkster Beugung im Handgelenk Faustbildung zuzulassen. Es ist die stärkste Beugung der Fingerglieder behindert. Hier sei kurz gestreift, daß Muskeln, deren Innervation gestört ist — von Parese oder Lähmung betroffenes Muskelgewebe — leicht überdehnt werden können. Erholen sie sich, dann kann ein Bewegungserfolg deshalb ausbleiben, weil trotz größter Verkürzung kein oder doch ein nur ungenügender Zug an den in Betracht kommenden Skeletteilen erfolgt. Dieser Befund fordert dazu auf, gelähmten Muskeln die größte Aufmerksamkeit zu widmen und sie vor Überdehnung zu schützen.

Die Betrachtung der Funktionen mehrgelenkiger Muskeln zeigt uns in vollem Ausmaße die Notwendigkeit der Berücksichtigung aller in Frage kommenden Momente in all ihrer Mannigfaltigkeit. Wir haben es ja in keinem Augenblick mit völlig erschlafften und mit tätigen Muskeln zu tun, vielmehr weisen alle an jenen Skeletteilen, die zu den einzelnen Gelenken hinzugehören, angreifenden Muskeln einen Tonus auf. Dieser ist einem Wechsel unterworfen. Er stellt sich den vorhandenen Anforderungen entsprechend ein. Ergeht ein Willensimpuls zur Durchführung einer bestimmten Bewegung, dann werden Agonisten und Antagonisten beeinflußt. Die ersteren geraten in Kontraktion, und die letzteren erfahren eine in feinster Weise eingestellte Entspannung. Wir haben aller dieser Vorgänge bereits wiederholt gedacht. Wir müssen sie in jedem Falle eines Bewegungsvorganges im Auge behalten. Wir werden noch erfahren, daß es möglich ist, uns über den Zustand der in situ befindlichen, bei bestimmten Bewegungen beteiligten Muskeln mittels des Nachweises von Erregungsströmen zu unterrichten. Nun gibt es anscheinend noch Bedingungen, die zu bestimmten Bewegungseinstellungen führen, bei deren Zustandekommen Innervationen nicht

---

[1]) Vgl. *C. Hueter*: Arch. f. pathol. Anat., Physiol. u. klin. Med. **28**. 273 (1863): **46**. 37 (1869). — *W. Henke*: Z. f. ration. Med. **33** (3). 141 (1868). — [2]) Vgl. hierzu die eingehende Analyse einer relativen und absoluten aktiven Insuffizienz bei *H. v. Recklinghausen*: l. c. S. 138 ff. Zitat [1]), S. 370. — Vgl. auch *W. Henke*: Z. f. ration. Medizin. **33** (3). 141 (1868).

in Frage kommen[1]). Läßt man z. B. die Hand bei wagrecht gehaltenem Unterarm schlaff herabhängen, so ist der Daumen im Endgelenk gestreckt, während die langen Finger in den Grund- und Endgelenken ebenfalls gestreckt, in den Mittelgelenken jedoch um etwa 45° gebeugt sind. Ferner sind die langen Finger leicht gespreizt. Vergleiche hierzu Abb. 121[2]). Wird nun die Hand mit Hilfe der anderen im Handgelenk in Dorsalflexionsstellung übergeführt, so beugt sich das Endglied des Daumens, bis seine Spitze den Zeigefinger berührt. Auch die übrigen Finger gehen in Beugung über. Die Spreizung verschwindet. Vergleiche hierzu Abb. 122[3]). Da die erwähnte Einstellung der Finger bei den genannten Veränderungen in der Stellung im Handgelenk sich auch an der Leiche

Abb. 121.

Abb. 122.

vollzieht, können durch propriozeptive Reize bedingte reflektorische Tonusänderungen nicht in Frage kommen. Damit soll nicht gesagt sein, daß nicht im lebenden Organismus zugleich solche sich vollziehen. Wesentlich ist, daß sie für die erwähnten Erscheinungen nicht Bedingung sind. Es handelt sich vielmehr um mechanisch bedingte Einstellungsvorgänge. Entsprechende Erscheinungen von gegenseitig sich bedingenden Bewegungsvorgängen sind auch am Bein anzutreffen. Das hier in Frage kommende mehrgelenkige Muskelsystem besteht aus den ischio-kruralen Muskeln und dem M. gastrocnemius. Der letztere nimmt insofern eine besondere Stellung ein, als er in seiner Richtung bei Veränderungen der Stellung jener Gelenke, über die er sich erstreckt, keine Abweichungen erfährt. Wird bei gestrecktem Bein in der Hüfte eine Beugung durchgeführt, dann erfolgt zugleich eine solche des Knies und

---

[1]) Vgl. zu diesen Darlegungen *H. v. Baeyer*: Z. f. orthopäd. Chirurgie. **46**. 5 (1924). — [2]) Entnommen: *H. v. Baeyer*: Z. f. orthopäd. Chirurgie. **46**. 5 (1924). — [3]) Entnommen: *H. v. Baeyer*: Z. f. orthopäd. Chirurgie. **46**. 5 (1924).

eine Hebung der Fußspitze. Die letztere dürfte darauf zurückzuführen sein, daß bei gebeugtem Knie der M. gastrocnemius entspannt wird und dadurch die Dorsalflektoren des Fußgelenkes das Übergewicht erlangen. Gehen wir von der zuletzt geschilderten Stellung aus, und strecken wir nun das Bein in der Hüfte, dann kehrt es in allen seinen Teilen in die Ausgangsstellung zurück. Bei der Durchführung der erwähnten Bewegungen ändern die in Frage kommenden mehrgelenkigen Muskeln ihre Länge nur unbedeutend. Bewegungen der letzteren Art sind, da sie mit einer bestimmten Gelenkstellung, im vorliegenden Falle des Hüftgelenkes, gekoppelt sind, als mitläufige bezeichnet worden[1]). Sie spielen beim Laufen, Treppensteigen und beim Gehen über kleine Hindernisse eine bedeutsame Rolle.

Ändern sich bei gekoppelten Bewegungsvorgängen die Entfernungen von Ursprung und Ansatz der in Betracht kommenden mehrgelenkigen Muskeln, dann spricht man von gegenläufigen Bewegungen. Eine solche findet statt, wenn die Hüfte gebeugt und zugleich das Knie gestreckt und der Fuß dorsalflektiert wird. Es wird dabei der M. rectus femoris entspannt, während die ischio-kruralen Muskeln und der M. gastrocnemius stark gedehnt werden. Wird die geschilderte Bewegung bis zur äußersten möglichen Grenze getrieben, dann macht sich die Erscheinung der aktiven und passiven Insuffizienz geltend. Bevor der letztere Zustand erreicht ist, kommt es zu einer Hemmung der Bewegung durch die Dehnung der dorsalen Beinmuskeln. Dieser kommt beim gewöhnlichen Gehen, bei dem mit- und gegenläufige Bewegungen eine Rolle spielen, eine große Bedeutung zu, verhindert sie doch das brüske Vorschleudern des Unterschenkels beim Vorschwingen des pendelnden Beines.

In den geschilderten Fällen einer peripher bedingten Koordination von Bewegungsvorgängen tritt eine bedeutsame Entlastung zentralen Geschehens im Nervensystem in Erscheinung. Es braucht der ganze Mechanismus des Gehens in gewissem Sinne nur „angekurbelt" zu werden. Das Weitere vollzieht sich dann von selbst. Einerseits sind von propriozeptiven Reizen aus geleitete Innervationsvorgänge am Werke, andererseits wirken sich die eben erwähnten mechanisch bedingten Koordinationen aus. Inwieweit die zentral und peripher bewirkte Koordination miteinander verknüpft sind, bedarf noch weiterer Forschung.

Die Betrachtung von Bewegungsvorgängen unter gewöhnlichen Bedingungen, d. h. angewandte Bewegungen im Sinne des Gehens, der Betätigung der Arme — Heben oder Tragen einer Last, Schreiben, Klavierspielen —, u. s. w., hat zu weiteren wichtigen Feststellungen geführt. Sie lenkte die Aufmerksamkeit auf den Umstand, daß sich jene unter ganz bestimmten, von Fall zu Fall wechselnden Bedingungen vollziehen. Zu diesen gehört vor allem, daß die bewegte „Gliederkette" an ihren beiden Enden auf einen mehr oder weniger großen äußeren Widerstand stößt, d. h. es stellen sich der Bewegung bestimmte Behinderungen in den Weg. Betrachten wir den Arm, und nehmen wir den Fall, daß eine Last fortgeschleudert wird, dann haben wir einerseits von der Hand aus

[1]) Vgl. hierzu *H. v. Baeyer*: l. c. Zitat [1]), S. 375.

Widerstände und andererseits vom anderen Ende der durch Gelenke vereinigten Skeletteile, nämlich von der Schulter aus. Es handelt sich am Arm und am Bein um ein viergliederiges System, nämlich Hand-Unterarm-Oberarm-Schulter und Fuß-Unterschenkel-Oberschenkel-Becken. Um zum Ausdruck zu bringen, daß unter den genannten Bedingungen in den erwähnten Systemen die stattfindende Bewegung nicht frei, vielmehr festgelegt ist, hat man von geführten Wirkungen der Muskeln gesprochen. Wir haben bereits derartiger Auswirkungen der Tätigkeit bestimmter Muskeln gedacht, als wir z. B. von der Wirkung des M. brachialis sprachen. Wir erfuhren, daß der Bewegung im Ellbogengelenk eine solche im Schultergelenk zugeordnet ist. Es muß dabei das Schulterblatt festgestellt sein. Es bietet dann Widerstand an einem Ende der Gliederkette. Der Gegenwiderstand ist im Beharrungsvermögen des Schwerpunktes des Unterarmes begründet.

Es seien an Hand der Schilderung von *H. v. Baeyer*[1]) einige Beispiele von geführten Muskelwirkungen geschildert. Sie mögen vor allem dartun, wie sehr die Auswirkung der Tätigkeit des einzelnen Muskels von den gerade vorhandenen Bedingungen abhängig ist. Bringen wir das Bein in die folgende Stellung: Becken fixiert, Knie gestreckt und Fußspitze am Boden sich aufstemmend, dann erweist sich der M. adductor als kräftiger Außenkreisler. Es läuft die in Frage kommende Bewegungsachse — Hüftgelenk-Fußspitze — weit vor dem Ansatz des genannten Muskels vorbei. Liegen andere Bedingungen vor, dann wirkt der gleiche Muskel als Innenrotator des Beines. Damit diese Wirkung zum Vorschein kommt, ist Fixierung des Beckens erforderlich. Es muß ferner das Knie mäßig gebeugt und die Fußspitze aufgestützt sein. Diese Stellung findet sich z. B. beim Reiten, wobei das Becken auf dem Sattel und die Fußspitze im Steigbügel ihren Widerstand finden. Es greift jetzt der Ansatz des Adductor magnus weit vor der festgelegten Drehachse des Beines an.

Ein weiteres Beispiel dieser Art ergibt der M. soleus. Die in Betracht kommende Gliederkette besteht aus Fuß-Unterschenkel-Oberschenkel-Becken. Ja, man kann sich diese noch dadurch fortgesetzt denken, daß man die gelenkige Verbindung des letzteren mit dem anderen Bein berücksichtigt. Wird der Fuß mit voller Sohle auf den Boden aufgestellt und sind die beiden Kniee gestreckt, dann hat die Kontraktion des M. soleus ein Abheben der Ferse vom Boden zur Folge. Gleichzeitig wird das Becken auf der gleichen Körperseite in die Höhe geschoben. Der M. soleus adduziert somit das Hüftgelenk der ihm entsprechenden Seite im Anschluß an die Führung, die die erwähnte Gliederkette an ihren beiden Enden erfährt. Wird das Becken unverrückbar fixiert, und heben wir den Fuß vom Boden ab, wobei die Fußspitze mit ihm in Berührung bleibt, dann bedingt der kontrahierte M. soleus Beugung des Knies. Wird ferner der Fuß fest am Boden fixiert, und mittels des anderen aufgesetzten Beines nur eine Hebung und Senkung des Beckens zugelassen, dann streckt der in Tätigkeit befindliche M. soleus das gebeugte Knie. Wir erkennen aus der vorliegenden Schilderung, daß ein

[1]) *H. v. Baeyer*: Verhandl. der anatom. Gesellsch., Ergänzungsheft z. Anat. Anz. **57**. 129 (1923).

und derselbe Muskel bei der Kontraktion ganz verschiedene Wirkungen erzielt, je nachdem er an der freien Gliederkette oder aber an der in bestimmter Weise fixierten angreift. Von besonderer Bedeutung ist, daß sich der M. soleus in Bewegungen auswirken kann, die das Hüftgelenk betreffen.

Ein weiteres Beispiel bietet die Wirkung des M. biceps femoris dar, und zwar ist es das Caput longum, das in Frage kommt. Der Biceps stellt einen zweigelenkigen Muskel dar, während die bisher besprochenen Muskeln — Adductor magnus und M. soleus — eingelenkige Muskeln sind. Seine Wirkung ist, wenn die beiden Enden der von ihm beeinflußten Gliederkette Widerstand finden, vom Verlauf des Muskels zum zwischengelagerten Femur abhängig. Liegt er diesem annähernd parallel, dann kommt unter den genannten Bedingungen keine Bewegung der beiden in Betracht kommenden Gelenke zustande. Ist seine Lage jedoch so, daß er weiter von der Hüftachse als von der Kniegelenksachse abliegt, dann wird der Oberschenkel im Hüftgelenk gestreckt; ferner wird durch Kettenwirkung auch das Kniegelenk in Streckstellung übergeführt. Voraussetzung für diese eigenartige Wirkung des Caput longum m. bicipitis femoris ist, daß das Becken nur in vertikaler Richtung beweglich und ferner der aufgesetzte Fuß im oberen Sprunggelenk nicht fixiert ist. Besitzt dagegen der M. biceps von der Kniegelenksachse einen größeren Abstand als von der Hüftachse, dann beugt er das Knie und zugleich die Hüfte.

Von besonderer Bedeutung ist der Umstand, daß auf eine Gliederkette zeitlich getrennte Widerstände nacheinander einwirken können. Wenn z. B. Hüfte und Knie leicht gebeugt sind, und die Fußsohle fest am Boden aufliegt, und nunmehr der M. soleus sich kontrahiert, dann erfolgt Streckung in den den genannten Stellen entsprechenden Gelenken. Dieser setzt schließlich der Knochenbänderapparat eine Grenze. Jetzt tritt, wenn der genannte Muskel sich weiter zusammenzieht, Hebung der Ferse vom Boden ein. Es springt die sekundäre Streckung von Knie und Hüfte auf die Fußspitze über. Wirkt sich die Streckung des Beines schon, bevor sie zum äußersten getrieben ist, aus, dann kann unter geeigneten Bedingungen die anfängliche Streckung plötzlich in Beugung von Knie und Hüfte umschlagen[1]). Ein weiteres Beispiel ist das folgende: Der M. biceps brachii supiniert bei gestrecktem hängendem Arm und proniertem Vorderarm zuerst und beugt erst daraufhin das Ellbogengelenk (vgl. hierzu auch S. 373). Mit dem Eintritt der Ellbogenbeugung ergeben sich mit ihrem Fortschreiten immer neue Momente für weitere Wirkungen. Der lange Kopf des M. biceps führt das untere Ende des Oberarmes vom Rumpfe fort. Bei weiterer Beugung erfolgt eine Adduktion desselben, und zum Schluß tritt wieder eine Abduktion ein. Es kann sich so ein einziger Muskel anschließend an die mit dem Bewegungsvorgang sich ausbildenden Veränderungen der wirksamen Hebelarme und der Schwerpunktslagen ganz verschieden auswirken. Wir erkennen aus dieser Darlegung, daß wir bei der Schilderung der

[1]) Vgl. hierzu *H. v. Baeyer*: Z. f. orthopäd. Chirurgie. **46**. 1 (1924). — Vgl. weitere Beispiele bei *K. Biesalski* u. *L. Mayer*: Die physiologische Sehnenverpflanzung. J. Springer, Berlin 1916.

Wirkung eines Muskels von Fall zu Fall angeben müssen, unter welchen Bedingungen er tätig ist.

Wir erkennen aus den mitgeteilten Fällen, daß der einzelne Muskel bei seiner Wirkung in weitem Ausmaße von den gerade vorhandenen Bedingungen abhängig ist. Diese Erkenntnis beeinflußt tiefgehend therapeutische Eingriffe, und vor allem bedürfen wir ihrer, wenn es gilt, einen durch Störungen aller Art — insbesondere durch Ausfall der Innervation — ausgeschalteten Muskel durch einen anderen mittels der Verpflanzung seiner Sehne zu ersetzen. So wird z. B. der M. biceps als Ersatz für den M. quadriceps verwendet. Dabei wird seine untere Sehne in Beziehung zur Patella gebracht. Bald betätigt sich dieser Muskel bei wirklicher Innervation als Kniestrecker. Es ist bei dieser Funktionsumstellung vielleicht nicht ohne Bedeutung, daß er, wie oben angeführt, unter geeigneten Bedingungen in seiner natürlichen Lage auch Kniestrecker sein kann. Weiterhin bedürfen wir genauester Kenntnis des Zustandekommens der einzelnen Bewegungen und des dabei zur Durchführung kommenden Mechanismus, wenn es gilt eine Gliedmaße durch eine Prothese zu ersetzen[1]). In bewundernswerter Weise hat die Orthopädie diese Aufgabe gelöst und vor allem Kunstbeine geschaffen, die ganz Außerordentliches an Bewegungsmöglichkeit und Festigkeit leisten. Gerade hierbei machte sich die Lücke, die zwischen dem Studium der Muskelwirkungen und der Gelenkmechanik, wie es früher vielfach unter Außerachtlassung der natürlichen Verhältnisse betrieben wurde, und den im Organismus unter den Bedingungen des Alltags sich vollziehenden Bewegungsvorgängen klafft, besonders stark geltend. Das Bestreben, die am einzelnen Gelenk vor sich gehenden Bewegungsmöglichkeiten zu erkennen, führte dazu, in ihm bestimmte Bewegungen unter Fixieren des einen oder anderen Skeletteiles durchzuführen. Gleichzeitig wurde festgestellt, welcher Muskel oder welche Muskelgruppe dabei in Frage kommt. Dabei blieb unbeachtet, daß unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht Einzelgelenke beansprucht werden, sondern zumeist mehrere, und daß selbst von einem eingelenkigen Muskel aus bedeutsame Fernwirkungen möglich sind, sobald der fortlaufend eintretende Fall gegeben ist, daß eine Gliederkette an ihren beiden Enden Widerstand findet. Die Forschung in dieser Richtung hat erst begonnen und verspricht noch reiche Früchte.

Auf den ersten Blick könnte man zu der Annahme hinneigen, als würde bei einem willkürlich durchgeführten Bewegungsvorgang die Analyse der sichtbaren Stellungsänderung von Gliedmaßenanteilen genügen, um einen Einblick in die an ihm beteiligten Muskeln zu erhalten, d. h. wir hätten die Agonisten-, Synergisten- und Antagonistengruppe festzustellen und zu prüfen, was jede davon im Einzelfall qualitativ und quantitativ leistet. Zu dieser Feststellung eignet sich in besonders hohem Grade die Verfolgung der in den einzelnen Muskeln in Erscheinung tretenden Erregungsströme. Einmal können wir mit Hilfe der Prüfung ihres Vorhandenseins feststellen, ob bei einer bestimmten

[1]) Vgl. hierzu u. a. *F. Lange*: Arch. f. orthopäd. u. Unfall-Chirurgie. **16**. 148 (1918). — *Fr. Schede*: Verhandl. der Deutschen orthopäd. Gesellsch. **14**. 321 (1920). — *F. Sauerbruch* u. *C. ten Horn*: Die willkürlich bewegbare künstliche Hand. 2 Bde. J. Springer, Berlin 1916—1923. — *Heinrich v. Recklinghausen*: l. c. Zitat [1]), S. 370. — Vgl. auch *Albrecht Bethe* u. *F. Franke*: Münchener med. Wochenschr. 201 (1919).

Bewegung Muskeln aktiv beteiligt sind, oder aber, ob ihr rein mechanische Momente zugrunde liegen. So konnte, wie wir schon S. 32 erwähnt haben, gezeigt werden, daß bei passiven Bewegungen der Hand unter Ausschaltung der Schwerkraft innerhalb eines Bereiches von 30° volar bis 5° dorsal jede beliebige Stellung innegehalten werden kann, ohne daß sich von Muskeln Erregungsströme ableiten lassen[1]). Es wird dies dadurch ermöglicht, daß die Ruhelänge der Antagonisten den verschiedenen Stellungen der Hand angepaßt wird, so daß keine Anspannung der Agonisten zur Aufrechterhaltung der eingenommenen Stellung erforderlich wird. Der Befund, daß es für unsere Glieder nicht eine ein für allemal festgelegte Ruhelage gibt, und dementsprechend unsere Muskeln nicht eine gegebene Ruhelänge aufweisen, diese vielmehr innerhalb gewisser Grenzen der eingenommenen Stellung angepaßt werden kann, ist von größter Bedeutung. Wir erkennen in der ganzen Einrichtung eine Einsparung von Energie. Von besonderem Interesse ist die Beobachtung, daß die erwähnte passive Überführbarkeit der Handstellung in verschiedene Lagen, ohne daß die Stellungsänderung zu einer Auslösung einer Muskeltätigkeit führt, nur dann gelingt, wenn die Versuchsperson sich in entsprechender Weise psychisch an die neue Lage anpaßt. Geschieht das nicht, wird sie vielmehr abgelenkt, dann kann es zu einem elastischen Rückschlag in die Ausgangslage kommen, d. h. die neue Lage wird nicht gehalten[2]). Diese Feststellung bringt ein weiteres Moment in die Erforschung von Bewegungsvorgängen hinein. Wir haben in jedem Falle neben dem Bewegungsgeschehen als solchem auch, wie schon S. 31 hervorgehoben, die psychische Einstellung des Individuums zu berücksichtigen[3]). Auf der einen Seite besteht das Bestreben eine eingenommene Gliedstellung entgegen der Einwirkung äußerer Kräfte festzuhalten, und auf der anderen macht sich der Vorgang der Adaptation in Gestalt der Anpassung an die einwirkenden Kräfte im Sinne eines Nachgebens geltend[4]). Es ist wohl möglich, daß auch bei aktiven Bewegungen Anpassungen der Muskellängen an eingenommene Stellungen in Frage kommen[5]). Es erklärt sich vielleicht aus diesem Umstande, daß sich bei langsamen Bewegungen in den Agonisten nur auffallend geringe Erregungsströme erkennen lassen, während bei schnellen ihre Stärke rasch ansteigt. Auch der elastische Rückschlag bei mittelschnellen Bewegungen beruht möglicherweise auf einer nicht ausreichenden Adaptation der Länge der in Frage kommenden Muskeln an die eingenommene Lage.

In diesem Zusammenhange sei noch der folgenden Beobachtung gedacht[6]). Sie macht uns auf Geschehnisse bei der Muskeltätigkeit aufmerksam, die der Feststellung leicht entgehen können. Wird der Handrücken bei gesenktem gestrecktem Arm unter Spannung etwa 5—10 Sekunden lang gegen einen Gegenstand — eine Wand, ein Brett

[1]) *Kurt Wachholder* u. *Hans Altenburger*: *Pflügers* Archiv. **215**. 627 (1927). — [2]) Vgl. hierzu auch *Pfahl*: Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **1**. 503 (1910). — [3]) Vgl. hierzu auch *K. Wachholder*: *Pflügers* Archiv. **209**. 218 (1925). — *Leibowitz*: Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **82**. 314 (1924). — Vgl. auch *O. Foerster*: Die Physiologie und Pathologie der Koordination. G. Fischer, Jena 1902. — [4]) *v. Weizsäcker*: Deutsche med. Wochenschr. Nr. 49 (1923). — [5]) *Springer*: Z. f. Biol. **63**. 201 (1914). — [6]) *O. Kohnstamm*: Neurol. Zbl. 290 (1915). — Vgl. auch *J. Pinkhof*: Arch. néerl. de physiol. **6**. 516 (1922). — *M. Rothmann*: Neurol. Zbl. 421 (1915).

u. s. w. — gepreßt und wird dann dem Arme durch eine Wendung des Körpers Spielraum für eine seitliche Bewegung gegeben, dann erfolgt ein automatisches Heben desselben. Die Versuchsperson hat das Gefühl, als ob der Arm von einer geheimnisvollen Macht emporgehoben würde. Ist vor Ausführung des Versuches durch leichtes seitliches Heben und pendelndes Wägen des Armes eine Vorstellung seines Gewichtes hervorgerufen worden, dann gibt die Versuchsperson nach Beendigung des Anpressens des Handrückens an, daß der Arm leichter geworden sei[1]). Sehr interessant ist, daß in diesem Zustande Gewichte zu leicht eingeschätzt werden[2]). Es handelt sich hier um ein Phänomen, das sich bei verschiedenen Muskeln auslösen läßt. Man hat von Nachbewegungen gesprochen. Sie können willkürlich unterdrückt werden und kommen dann am „reinsten" zur Auswirkung, wenn die in Frage kommenden Gliedmaßen ganz schlaff, ohne jede willkürliche Innervation belassen sind. Es handelt sich offenbar um eine zentral bedingte Nachdauer der Erregung. Es stellt übrigens die Nachbewegung nicht eine unmittelbare Fortsetzung vorausgehender Muskelkontraktionen dar, vielmehr liegt eine Pause zwischen dem Aufhören der aktiven Muskelanspannung und der passiv einsetzenden Nachbewegung von individuell verschieden langer Dauer (2—60 Sekunden)[3]). Es sind auch rhythmische Erscheinungen derart beobachtet, daß der Arm, nachdem er sich gesenkt hatte, wiederholt nochmals gehoben wurde[4]).

Eine weitere Erscheinung, die zeigt, wie weitgehend Bewegungsvorgänge ohne unser Zutun in bestimmter Weise festgelegt sind, ist das Ausholen, wenn es sich darum handelt, eine möglichst große Kraftleistung zu entfalten. Dabei wird die in Frage kommende Muskulatur möglichst stark gedehnt (vgl. hierzu S. 300).

Wir haben bereits mehrfach darauf hingewiesen, daß Muskeln in Tätigkeit geraten können, ohne daß wir davon Kenntnis haben. Als Beispiel sei auf die Mitwirkung des M. pterygoideus externus beim Öffnen der Kiefer hingewiesen[5]). Durch seine Tätigkeit wird das Unterkieferköpfchen aus seiner Gelenkpfanne nach vorn auf einen Knochenhügel des Felsenbeins gedrängt. Der genannte Muskel tritt in Tätigkeit, wenn der Unterkiefer mittels der Mundbodenmuskulatur nach unten gezogen wird. Legt man ferner den Handteller flach mit lose aneinanderliegenden Fingern auf eine Unterlage, und betastet man nunmehr an der Handwurzel die Sehne des M. extensor carpi ulnaris, so fühlt man in dem Augenblick, in dem man den Daumen kräftig abduziert, die Sehne des genannten Muskels sich straffen und vorspringen[6]). Wir erkennen in dieser Erscheinung eine Mitbeteiligung der ulnaren Seite der Hand bei einem Bewegungsvorgang, der den Daumen

---

[1]) Vgl. hierzu *R. Matthaei*: *Pflügers* Archiv. **202.** 88 (1924). — *R. Bellincioni*: Arch. di fisiol. **24.** 116 (1926). — [2]) Vgl. *R. Matthaei*: *Pflügers* Archiv. **204.** 587 (1924). — [3]) Vgl. hierzu *J. Pinkhof*: Arch. néerl. de physiol. **6.** 516 (1922). — *J. Csiky*: Neurol. Zbl. 775 (1915). — *R. Matthaei*: *Pflügers* Archiv. **202.** 88 (1924). — [4]) Vgl. *R. Matthaei*: *Pflügers* Archiv. **202.** 97 (1924). — [5]) Vgl. über die Mechanik des Kiefergelenkes und insbesondere die Druckwirkung des M. temporalis, M. masseter und M. pterygoideus: *F. Worthmann*: Anat. Anz. **55.** 305 (1922). — [6]) Vgl. hierzu *G. B. Duchenne*: Physiologie der Bewegungen (übersetzt von *C. Wernicke*). Kassel-Berlin 1885. — Vgl. auch *H. Braus*: *Pflügers* Archiv. **205.** 155 (1924).

betrifft. Ihre Bedeutung liegt in einer Festlegung des Handgelenkes. Jene Muskeln, die zur Abduktion des Daumens führen, liegen zum Teil am Unterarm und überspringen das Handgelenk. Sie hätten, wenn keine Gegenmaßnahmen getroffen würden, eine Bewegung im letzteren zur Folge. Der mit Willen ausgeführten Daumenspreizung wird automatisch eine Feststellung des Handgelenkes hinzugesellt. Sehr schön läßt sich das synergetische Eingreifen des M. biceps und M. triceps beim abwechselnden Schließen und Öffnen der Faust erkennen[1]). Auch hier haben wir eine Muskeltätigkeit vor uns, die nicht ohne weiteres gegeben ist. Ein besonders schönes Beispiel für in feinster Weise abgestufte und ohne unseren Willen nach bestimmten Regeln sich vollziehende Muskelwirkungen bieten die Augenbewegungen dar. Wir können an der Leiche den Augapfel durch Ziehen an den einzelnen äußeren Augenmuskeln nach allen möglichen Richtungen bewegen. Von allen diesen möglichen Bewegungen kommen, wie wir seinerzeit eingehend erörtert haben, nur bestimmte in Frage[2]).

In diesem Zusammenhang sei auch der Mitbewegungen gedacht (vgl. S. 65) und ferner zahlreicher Abweichungen der Bewegungsausführung von der Bewegungsabsicht. Vielfach findet vor der Ausführung einer Bewegung in bestimmter Richtung zunächst eine solche in entgegengesetzter Richtung statt (vgl. hierzu das S. 381 erwähnte Ausholen). Beim Bewegungsabschluß kommt es vielfach zu mehrfachen Hin- und Herbewegungen. Zahlreich sind psychische Beeinflussungen von Bewegungsvorgängen, wie zu langsame Ausführung einer Bewegung bei Ablenkung der Aufmerksamkeit, unnötige Muskelanspannung (steife Bewegungen), Unregelmäßigkeiten in der Durchführung von Bewegungen u. s. w.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß außer in den angeführten noch in vielen anderen Fällen Reaktionen erfolgen, die für bestimmte Bewegungserfolge maßgebend sind, die erst bei genauerer Erforschung der Bedingungen, unter denen diese eintreten, erkannt werden. Seitdem die Möglichkeit erschlossen ist, den Zustand des einzelnen Muskels, ja sogar einzelner seiner Faserbündel, durch Einstechen von Nadelelektroden und Verbindung derselben mit einem Potentialunterschiede feinster Art aufzeigenden Instrument zu prüfen und darüber hinaus den Verlauf der auftretenden Erregungsströme aufzuschreiben und an Hand der erhaltenen Kurven qualitative und quantitative Vergleiche zu ziehen[3]), sind wir im Besitze einer neuen objektiven Methode zur Kontrolle der Beteiligung bzw. Nichtbeteiligung bestimmter Muskelgebiete an bestimmten Bewegungsvorgängen[4]). Es seien einige Ergebnisse des auf die genannte Weise erschlossenen Forschungsgebietes angeführt[5]). Es arbeiten beim Tragen leichter und mittlerer Gewichte die einzelnen Faserbündel der bei dieser Tätigkeit beanspruchten synergisch wirkenden Muskeln unabhängig

[1]) Vgl. hierzu *R. Wagner:* Z. f. Biol. **83**. 120 (1925). — [2]) Vgl. Physiologie III, S. 256. — [3]) Vgl. hierzu *Schäffer: Pflügers* Archiv. **185**. 42 (1920). — *Rehn:* Deutsche Z. f. Chirurgie. **162**. 155 (1921). — *W. Trendelenburg:* Z. f. Biol. **74**. 113 (1922). — [4]) Es wird dabei mit mehreren Nadelelektrodenpaaren (z. B. zwei) zur gleichen Zeit das Verhalten mehrerer Muskelstellen bzw. Muskelgebiete verfolgt. Vgl. hierzu *E. Bass* u. *W. Trendelenburg:* Z. f. Biol. **74**. 121 (1922). — [5]) Vgl. hierzu *Kurt Wachholder: Pflügers* Archiv. **209**. 218 (1925).

voneinander in verschiedenem Tätigkeitsrhythmus[1]). Beim Tragen schwerer Lasten dagegen arbeitet der einzelne Muskel als einheitliches Ganzes im gleichen Rhythmus. Dabei bleiben die verschiedenen in Frage kommenden Muskeln unabhängig voneinander. Die Antagonisten des das Gewicht tragenden Muskels bleiben vollständig oder doch beinahe völlig erschlafft. Wird ein Gelenk durch willkürliche Anspannung aller in Frage kommenden Muskeln versteift, dann zeigt sich eine untereinander ungeordnete Tätigkeit der einzelnen Faserbündel aller Muskeln. Interessant ist, daß — wenigstens gilt das für das Ellbogengelenk — zeitweise, während der willkürlichen Versteifung mit ihrer ungeordneten Betätigung der einzelnen Muskeln und ihrer Faserbündel Perioden auftreten, während derer eine geordnete synchrone rhythmische Tätigkeit aller synergisch und eine entsprechende reziproke aller antagonistisch wirkenden Muskeln zu beobachten ist. Diese geordnete Tätigkeit macht sich unter Umständen in Form eines Tremors geltend. Bei der Versteifung des Handgelenkes und der Fingergelenke wurde diese geordnete Form der Betätigung der an ihr beteiligten Muskeln regelmäßig vermißt. Sie wird ganz von der ungeordneten Form beherrscht. Es ist von großem Interesse, daß sich, je nachdem, ob eine bestimmte Haltung durch Kompensation äußerer Kräfte, z. B. Schwere, zustande kommt, oder aber, ob sie unter einem Gleichgewicht innerer Kräfte — gleichzeitige antagonistische Muskelkontraktion unter Gelenkfixierung — aufrecht erhalten wird, eine für jede Art von Haltung besondere Innervations- bzw. Kontraktionsform der Muskeln einstellt. Werden dagegen lockere, ohne äußere Widerstände stattfindende willkürliche Bewegungen im Hand- und Ellbogengelenk durchgeführt, so zeigen die Erregungsstrombilder verschiedener Faserbündel nicht nur desselben Muskels, sondern auch diejenigen der verschiedenen Agonisten bzw. Antagonisten der betreffenden Bewegung im allgemeinen eine gute Übereinstimmung[2]).

Von besonderem Interesse ist die Verfolgung des Verhaltens des Antagonisten während eines Bewegungsvorganges. Wir haben schon S. 30 hervorgehoben, daß seine Beteiligung an einem solchen durchaus nicht mit seiner den vorhandenen Bedingungen angepaßten Erschlaffung erschöpft ist, vielmehr folgt dieser eine Anspannung. In der Tat zeigte die Verfolgung des Verhaltens der Erregungsströme im Antagonisten folgendes[3]). Bei schnellen Bewegungen beobachtet man als erste Veränderung kurz vor Einsetzen der Bewegung ein völliges oder nahezu völliges Verschwinden der Erregungsströme. Es ist der Antagonist ganz oder nahezu ganz erschlafft. Kurz nach diesem Zeitpunkt kontrahiert er sich. Es wird dies am Auftreten starker Erregungsströme kenntlich. Der Kontraktionszustand dauert bis zum Bewegungsende an. Es erfolgen dann noch mehrfach rhythmisch Erschlaffung und Kontraktion. Übrigens ist das Verhalten des Antagonisten während einer Bewegung kein ein für allemal gegebenes, vielmehr beobachtet man eine Fülle

[1]) *K. Wachholder* u. *H. Altenburger: Pflügers* Archiv. **212**. 657 (1926). — Vgl. auch *Erwin Haas: Pflügers* Archiv. **212**. 651 (1926). — [2]) *K. Wachholder* u. *H. Altenburger: Pflügers* Archiv. **212**. 666 (1926); vgl. auch **210**. 646 (1925). — Über das Verhalten der Synergisten vgl. *K. Wachholder* u. *H. Altenburger: Pflügers* Archiv. **210**. 661 (1925). — [3]) *K. Wachholder: Pflügers* Archiv. **209**. 266 (1925).

verschiedenartiger Erregungsstrombilder, und damit ist auch die große Anpassungsfähigkeit seines Tätigkeitszustandes an die gerade vorhandenen Bedingungen gekennzeichnet[1]). Wie mannigfaltig das Geschehen selbst bei ganz einfachen willkürlichen Bewegungsvorgängen ist, zeigt z. B. die Feststellung, daß schon die Geschwindigkeit, mit der sie zur Durchführung kommen, ihren Ablauf beeinflußt[2]).

Weiterhin interessiert uns die Frage, ob und inwieweit bei bestimmten Bewegungsvorgängen Muskeln aktiv beteiligt sind, und inwieweit andere Momente, wie elastische Kräfte eingreifen und dadurch den Energieaufwand einschränken[3]). Es läßt sich in der Tat bei lockeren, fortlaufend ausgeführten Hin- und Herbewegungen im Ellbogen-, Hand- und Fingergrundgelenk die Mitwirkung von Trägheitsmomenten und Elastizitätskräften nachweisen. Es wechselt das Zusammenwirken aktiver und passiver Kräfte mit der Geschwindigkeit der ausgeführten Bewegung. Bei langsamen Bewegungen vollzieht sich die Bewegungsumkehr allein durch die Elastizitätskräfte der durch die Bewegung gedehnten Gewebe — insbesondere der Muskeln. Bei schnellen Bewegungen ist zur Erzielung einer Bewegungsumkehr eine Abbremsung der starken Trägheitskräfte durch Kontraktion der Antagonisten erforderlich. Werden die Hin- und Herbewegungen mit einer gewissen mittleren Geschwindigkeit durchgeführt, dann werden die Trägheits- und Elastizitätskräfte voll zu ihrer Ausführung ausgenutzt. Es braucht dann die Muskeltätigkeit die Bewegung nur durch immer erneuten Antrieb in Gang zu halten.

Es ist weiterhin geprüft worden[4]), wie sich die Tätigkeit der Agonisten und Antagonisten bei einzelnen Beuge- und Streckbewegungen mit steigender Bewegungsgeschwindigkeit und unter dem Einfluß verschieden starker willkürlicher Versteifung des Gelenkes ändert. Auch hierbei wurde das Verhalten der Erregungsströme als Ausdruck der im Muskelgewebe vor sich gehenden Veränderungen gewählt. Es zeigte sich, daß sich bei lockeren Bewegungen ein streng reziprokes Verhalten zwischen der Tätigkeit des Agonisten und derjenigen des Antagonisten ergibt, und zwar entweder so, daß Agonist und Antagonist während der Bewegung periodisch alternierend tätig sind oder so, daß der letztere vor Beginn der Bewegung erschlafft. Bei absichtlich versteifter Bewegung sind Agonist und Antagonist infolge des Versteifungsimpulses überwiegend in gleichem Sinn in gleichzeitiger, voneinander unabhängiger Tätigkeit[5]).

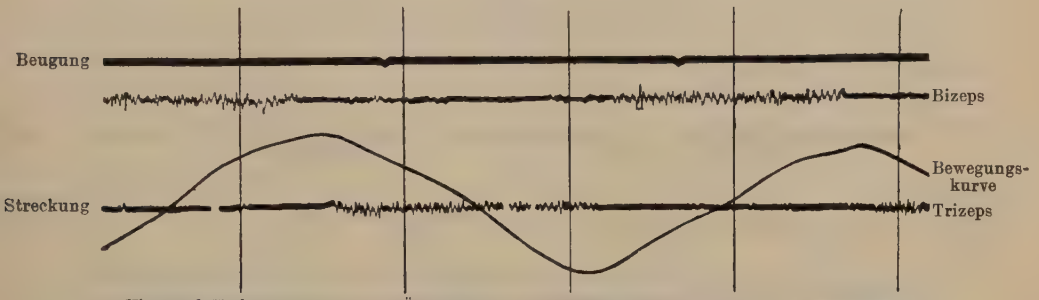
Besonders klare Verhältnisse lassen sich herbeiführen, wenn bei der Ausführung bestimmter Bewegungen von den in Betracht kommenden

---

[1]) Vgl. hierzu auch die Beobachtungen von *A. Bethe* u. *H. Kast* (*Pflügers* Archiv. **194**. 77 [1922]) an Menschen mit Arm-Amputationsstümpfen, die nach dem Verfahren von *Sauerbruch* operiert waren. — [2]) Vgl. hierzu *Rieger:* Z. f. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorgane. **32**. 1, 377 (1903). — *Isserlin:* Kraepelins psychol. Arbeiten. **6**. 1 (1910). — *K. Wachholder: Pflügers* Archiv. **199**. 625 (1923). — Vgl. auch *Pfahl:* Z. f. Biol. **81**. 211 (1925); **82**. 378 (1925). — *Clauss* u. *v. Weizsäcker:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **75**. 370 (1922). — Vgl. auch *F. H. Lewy:* Die Lehre vom Tonus und der Bewegung. J. Springer, Berlin 1922. — [3]) *K. Wachholder* u. *H. Altenburger: Pflügers* Archiv. **214**. 625 (1926). — [4]) *K. Wachholder* u. *H. Altenburger: Pflügers* Archiv. **214**. 642 (1926). — [5]) Vgl. hierzu auch *R. Wagner:* Z. f. Biol. **83**. 120 (1925).

Außenkräften, nämlich Reibungs-, Trägheits- und elastischen Kräften, der einen Art die Vorherrschaft erteilt wird, während die anderen dabei möglichst weit zurücktreten[1]). Bei gleichzeitiger Aufnahme der Bewegungskurve und der Erregungsströme der Agonisten und Antagonisten kann man sehr gut verfolgen, in welchem Zustand sich der

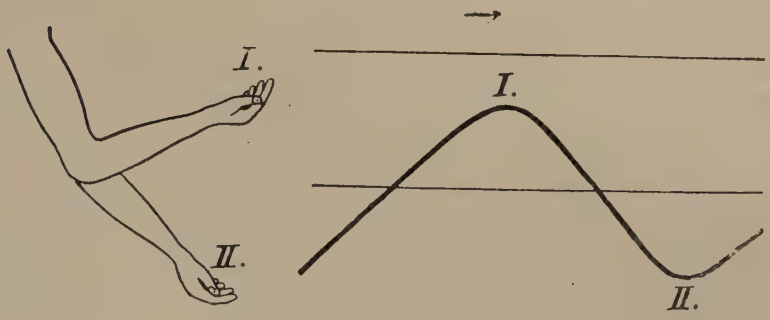
Abb. 123.



3 Hin- und Herbewegungen unter Überwindung von Reibungskräften. Obere Kurve = Erregungsstrom des M. biceps, untere = Erregungsstrom des M. triceps. Zeitmarken = 1 Sekunde. Die senkrechten Linien kennzeichnen die Gleichzeitigkeit des Geschehens.

Beuger bzw. Strecker befindet, und wie sich zur gleichen Zeit die Erregungsströme verhalten. In Abb. 123[2]) ist ein solcher Versuch wiedergegeben, und zwar waren in der Hauptsache Reibungskräfte zu überwinden. Zum besseren Verständnis ist Abb. 124[2]) beigefügt. Aus

Abb. 124.

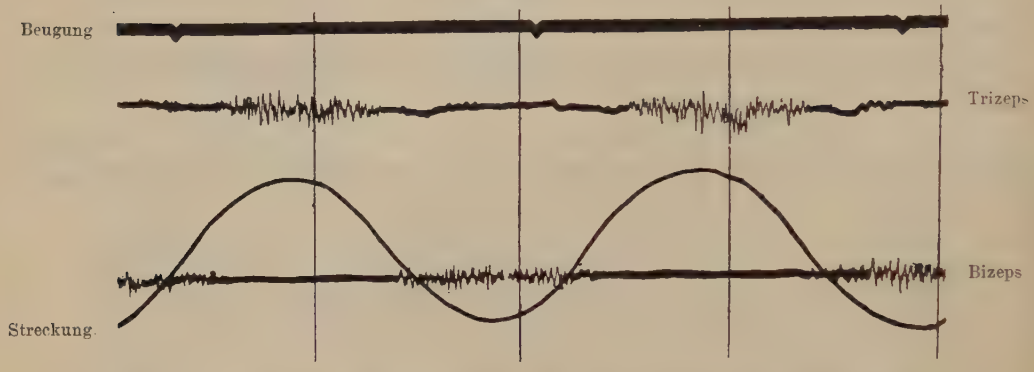


ihr wird ohne weiteres klar, welcher Phase der Bewegung der auf- und absteigende Schenkel der Bewegungskurve entspricht. Man erkennt in Abb. 123, wie die Tätigkeit der Agonisten an den Grenzstellungen der Bewegung einsetzt, und zwar ganz unvermittelt. Sie dauert

[1]) Vgl. hierzu *R. Wagner*: Z. f. Biol. **83**. 59 (1925). — [2]) Entnommen: *R. Wagner*: Z. f. Biol. **83**. 72, 76 (1925).

während der ganzen Bewegung an, solange sie in der Richtung der Agonisten verläuft, und zwar mit annähernd gleicher Stärke. Sie erlischt dann plötzlich an der anderen Grenzstellung. Werden die Trägheitskräfte so stark vergrößert, daß die übrigen der obengenannten Kräfte an Bedeutung zurücktreten, so ergeben sich beim Hin- und Herbewegen des Armes Befunde, wie sie in Abb. 125[1]) dargestellt

Abb. 125.



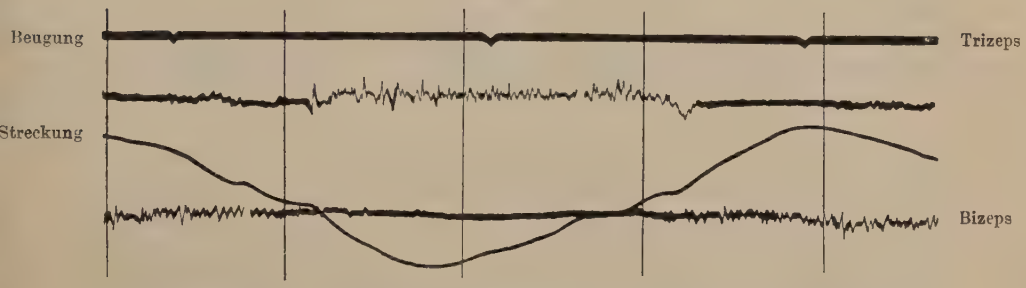
Obere Kurve = Erregungskurve des M. triceps, untere = Erregungskurve des M. biceps. Die Bewegungskurve ist über die Bizeps-Erregungskurve geschrieben. Zeit: 1 Sekunde.

sind. Die mechanische Kurve ist eine Sinuskurve. Es beginnt, wie das Auftreten der Erregungsströme zeigt, die Tätigkeit des in Betracht kommenden Muskels beim Passieren der Mittellage. Sie setzt langsam ein, erreicht an der Grenzstellung ein Maximum und erlischt gegen die zweite Mittelstellung hin allmählich. Auch hier wechseln die Gegenmuskeln in ihrer Tätigkeit ab. Es ist die Muskelspannung dort am größten, wo dem Gewicht die Hauptbeschleunigung erteilt wird. Es ist dies an den Grenzstellungen der Fall. Beim Passieren der Mittellage ist die Geschwindigkeit der Massen eine gleichförmige. Es wirken keine Kräfte auf sie ein. Hier geht der Wechsel im Tätigkeitszustand der beteiligten Muskeln vor sich. Die Muskeltätigkeit steigt und sinkt entsprechend der Beschleunigung, die sie erteilt. Erfolgt die Bewegung in der Richtung zur Mittellage, dann sinkt die Muskeltätigkeit von ihrem Maximum an der Grenzstellung mehr und mehr ab. Sie wird beim Passieren der Mittellage gleich Null. Erfolgt die Bewegung umgekehrt, von dieser zur Grenzstellung, so steigt die Spannung im Muskel von jener bis zur Erreichung der letzteren fortlaufend an. Bei diesem ganzen Vorgange erfolgt eine Verlängerung des Muskels. Sie wird allein durch die Tätigkeitskräfte des Systems ohne Mitwirkung der Antagonisten verursacht. Eine Hauptwirkung des tätigen Muskels besteht somit darin, bei Trägheitskräften auf passive Verlängerung mit Spannungszunahme zu antworten und damit die Bewegung abzubremsen. Dabei ist der in

[1]) Entnommen: *R. Wagner:* Z. f. Biol. **83**. 72, 76 (1925).

Hinsicht auf die Bewegungsrichtung als Agonist, in bezug auf die Kräfte, die auf das System einwirken, als Antagonist zu bezeichnende Muskel in Ruhe. In diesem Zusammenhange sei auf die Auswirkungen der Eigenreflexe hingewiesen (vgl. Vorlesung 17). Die erwähnte passive Dehnung bewirkt propriozeptive Reize. Ihre Stärke entspricht der Spannungszunahme. Die Erregung wird auf die zugehörigen Vorderhornzellen übertragen und bedingt, solange der Erregungsvorgang unterhalten wird, ein entsprechendes motorisches Geschehen. Es wird so der ganze Bewegungsvorgang in feinster Weise gesteuert. Durch das Eingreifen der den Eigenreflexen eigenen Vorgänge kann eine einmal mit Willen durch Muskelspannung eingeleitete Pendelbewegung der Extremitäten

Abb. 126.



Bewegung gegen Federn. Obere Kurve = Erregungskurve des M. triceps, untere = Erregungskurve des M. biceps. Die Bewegungskurve ist über die letztere gezeichnet. Zeit = 1 Sekunde.

ohne Eingreifen höherer Zentren weiter unterhalten werden[1]). Außer den genannten, selbsttätig bei der Zu- und Abnahme der Muskelspannung zur Auslösung kommenden Erregungsvorgängen beherrscht die reziproke Innervation den Bewegungsvorgang.

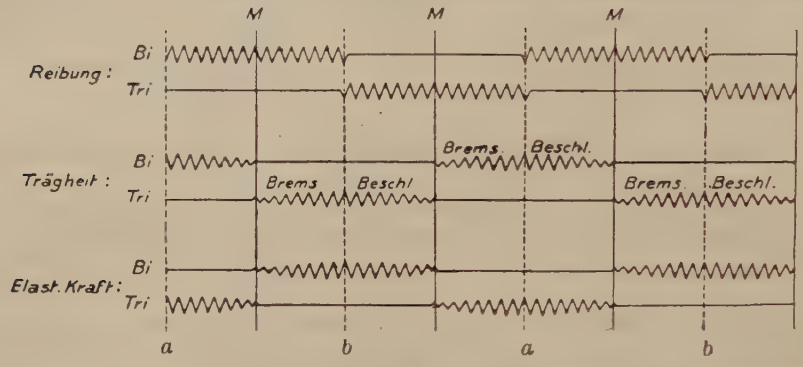
Schließlich ist noch verfolgt worden, wie der Bewegungsvorgang sich vollzieht und die Erregungsströme sich verhalten, wenn es sich im wesentlichen um elastische Kräfte handelt. Wie aus Abb. 126[2]) zu erkennen ist, beginnt die Muskeltätigkeit bei dem Durchgang durch die Mittellage. Sie endigt bei der Rückkehr in diese. Das Maximum der Tätigkeit fällt jeweilen zeitlich mit dem Erreichen der Grenzstellung zusammen.

In Abb. 127[3]), S. 388, sind die im vorhergehenden kurz behandelten drei Grenzfälle des vorwiegenden Einflusses einer bestimmten Außenkraft zusammenfassend dargestellt. Man erkennt so besonders gut, daß bei der Reibung der Umkehrpunkt der Bewegung und des Erregungsstrombeginnes zeitlich zusammenfallen. In jeder Phase des Bewegungsablaufes haben wir einen tätigen und einen ruhenden Muskel in der

[1]) Vgl. hierzu auch die in Vorlesung 18 mitgeteilten Reflexbewegungen beim Rückenmarkshund. Vgl. *A. Freusberg: Pflügers* Archiv. **9**. 358 (1874). — Vgl. auch die Beobachtungen von *W. Trendelenburg*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1, 231 (1906); 499 (1907); Suppl. 201 (1908). — [2]) Entnommen: *R. Wagner:* l. c. S. 78. — [3]) Entnommen: *R. Wagner:* l. c. S. 79.

gegenseitigen Rolle eines Agonisten und Antagonisten. Bei den Tätigkeitskräften lösen sich die Muskeln in ihrer Tätigkeit in der Mittellage ab. Der Spannungszustand ist eine Funktion der Entfernung von dieser. Von der Mitte bis zur Grenzstellung bremst jeder Muskel die Bewegung ab, umgekehrt beschleunigt sie jeder von der Grenzstellung bis zur Mittellage. Gegenüber dem Verhalten bei Reibung beginnen die Tätigkeitsphasen eines Muskels bei periodischen Bewe-

Abb. 127.



a = Grenzstellungen der Streckung; b = Grenzstellungen der Beugung; M = Mittelstellungen.

gungen um $^1/_4$ der Dauer einer ganzen Periode der Hin- und Herbewegung früher. Bei elastischen Kräften liegen Beginn und Ende der Muskelinnervation in den Mittellagen der Gliedbewegung. Das Maximum der Muskeltätigkeit befindet sich in den Grenzstellungen. Wie aus der Abb. 127 hervorgeht, besteht eine große Übereinstimmung im Verhalten des zeitlichen Kraftablaufes mit demjenigen bei Einwirkung von Trägheitskräften, und dennoch sind bedeutsame Unterschiede vorhanden. Es sind bei gleicher Bewegungsrichtung die entgegengesetzten Muskeln in Tätigkeit. Ferner ist der Verlauf der Spannungskurve der zu vergleichenden Muskeln ein verschiedener. Es beginnt die Tätigkeit desselben Muskels um $^3/_4$ einer Periodendauer früher als bei der Einwirkung von Reibungskräften und um $^1/_2$ Periode früher bei derjenigen von Trägheitskräften.

Erfordert die Analyse einer einfachen Hin- und Herbewegung beim starken Vorwiegen einer bestimmten äußeren Kraft schon Beachtung mannigfacher Gesichtspunkte, so steigert sich die Schwierigkeit naturgemäß, sobald es sich darum handelt, Kombinationen von verschiedenen Außenkräften zur Wirkung zu bringen. Es interessiert uns in jedem Falle vor allem das Verhalten des Antagonistensystems. Es ergeben sich Befunde, die Übergänge zwischen den in Frage kommenden reinen Grenzfällen der Einwirkung von Außenkräften darstellen. Erwähnen wollen wir noch, daß fast alle unsere gewöhnlichen Bewegungen hauptsächlich durch Trägheitskräfte beherrscht werden. Sehen wir von der Schwere ab, dann spielen die übrigen der oben genannten Kräfte

— Luft- und Gelenkreibung, elastische Kräfte — in der Regel keine große Rolle.

Alle erwähnten Beobachtungen zeigen, wie mannigfaltig sich der einzelne Bewegungsvorgang auswirkt, und wie umfassender Studien es bedarf, um selbst bei ganz einfachen Bewegungen alle jene Vorgänge zu erfassen, die sich dabei abspielen. Man wird den betretenen Weg weiter verfolgen und vor allem bei eingetretenem Ausfall bestimmter Muskelwirkungen mit Hilfe der erwähnten Methode der Mehrfachableitung von Erregungsströmen festzustellen versuchen, in welcher Art und Weise bestimmte Bewegungen nunmehr zustande gebracht werden. Es handelt sich um die Durchführung von Bewegungen unter neuartigen Bedingungen. Ferner wird man verfolgen, wie und wann nach erfolgter Sehnenverpflanzung der zugehörige Muskel seine neue Aufgabe übernimmt, wie er sich verhält, wenn jener Impuls ergeht, dem er früher folgte, und was geschieht, wenn z. B. ein bisheriger Beuger zur Streckfunktion herangezogen wird. Ferner wird man das Verhalten der übrigen Muskeln und insbesondere der Antagonisten zu prüfen haben, um zu erkennen, ob bei erfolgter Umstellung der Muskeln auch andere Muskelgebiete neue Funktionen übernehmen.

Wir haben wiederholt hervorgehoben, daß den Bewegungen in den einzelnen Gelenken Schranken gezogen sind[1]). Sie sind zum Teil durch die Konfiguration der an ihnen beteiligten Knochenenden bedingt, zum Teil sind es sekundäre Momente, wie die Gestaltung der Gelenkkapsel mit ihren Hilfsapparaten u. s. w., die hemmend auf die freie Entfaltung von Bewegungen einwirken, die sich an den Skeletteilen selbst hervorrufen lassen. Auch die Muskeln selbst können die Bewegungsmöglichkeit mittels ihrer Masse einschränken. Ihre Anordnung und Ausbildung ist allerdings in hohem Maße so ausgestaltet, daß Bewegungsbeschränkungen möglichst vermieden sind. Werfen wir einen flüchtigen Blick auf die verschiedenartigen Gelenke unseres Organismus, dann lassen sich bestimmte „Typen" nach der in ihnen ausführbaren Bewegung abgrenzen. Wir unterscheiden Gelenke mit Drehbewegung um eine Achse. Hierher gehört das Scharniergelenk, auch Ginglymus genannt. Wir finden ein solches bei den Finger- und Zehengelenken. Starke seitliche Bänder sichern die Führung der Bewegung in nur der einen Richtung — Beugung und Streckung — um eine Achse. Die eine Gelenkfläche wird durch einen Abschnitt eines Zylinders oder Kegels dargestellt. Auf ihr bewegt sich die andere, mit entsprechender Höhlung ausgestattete. Eine Besonderheit stellt das Ellbogengelenk (das Humero-ulnar-Gelenk) dar, indem in ihm nicht einfache Beugung und Streckung erfolgt, vielmehr schraubt sich die Ulna auf der Rotula humeri wie eine Schraubenmutter auf der Schraubenachse[2]). Am rechten Humerus ist die Schraube rechts und am linken links gewunden. Auch das Sprunggelenk stellt ein sog. Schrauben-Scharnier-Gelenk dar. Die Tibialfläche stellt dabei die Schraubenmutter.

---

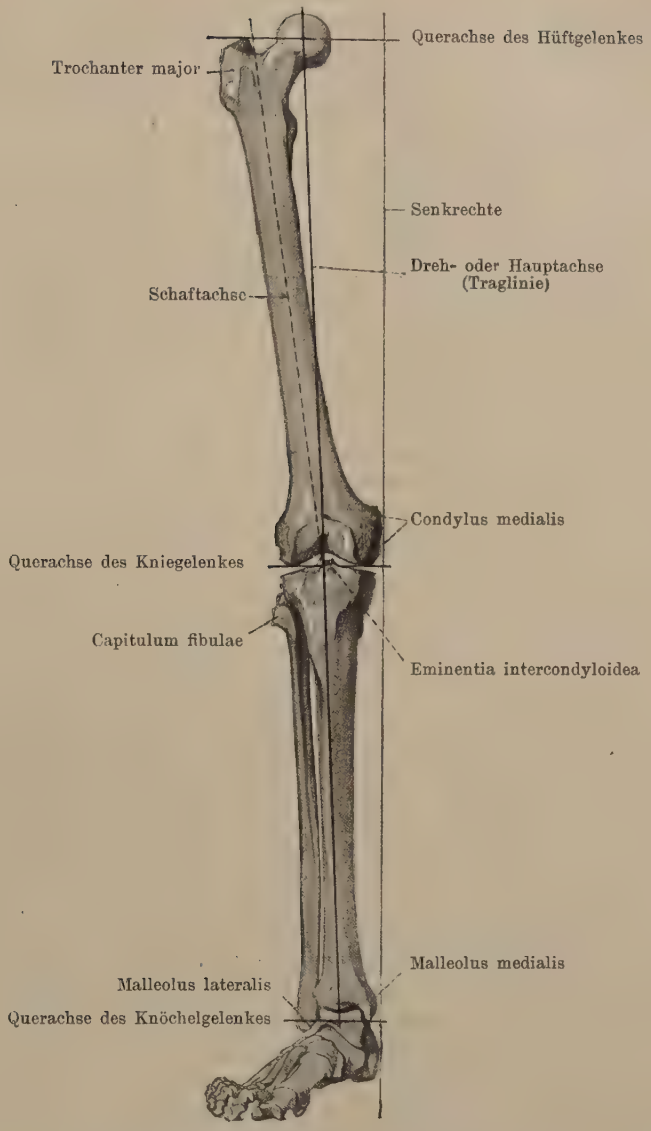
[1]) Vgl. weitere Einzelheiten in den S. 370, Zitat [1]) genannten Werken und insbesondere bei *Strasser* und *R. du Bois-Reymond*. In den Werken dieser beiden Autoren finden sich viele Literaturhinweise. — [2]) *J. W. Hultkrantz*: Das Ellbogengelenk und seine Mechanik. G. Fischer, Jena 1897.

Zu den Gelenken mit nur einer Achse gehört auch das Drehgelenk. Ein solches findet sich im Gelenk zwischen Atlas und dem Dens epistrophei. Ein Drehgelenk stellt auch das Pronations- und Supinationsgelenk des Unterarmes dar. Die Drehachse verläuft von der Mitte der Fovea des Radiusköpfchens bis zum Processus styloideus ulnae. Es sind bei den genannten Bewegungsarten zwei Gelenke beteiligt, nämlich das zwischen der Circumferentia articularis des Radiusköpfchens und dem zugehörigen oberen Ulnaausschnitt gebildete und das aus dem Capitulum ulnae und dem seitlichen unteren Radiusausschnitt bestehende. Heben wir den Handteller gegen die Schulter, indem wir den Unterarm ohne jeden Zwang beugen, dann trifft jener auf das mittlere Drittel des Schlüsselbeines der gleichen Körperseite. Soll der Unterarm bei der Beugung im Ellbogengelenk so geführt werden, daß die erwähnte Abweichung nach innen mehr oder weniger abgeschwächt wird, dann sind Kombinationen von Muskelwirkungen erforderlich. Die größte Rolle spielt dabei das Zusammenwirken von Flexion und Pronation. Es wird bei der genannten Bewegung der Arm um eine schräge Achse gebeugt.

Eine besondere Stellung nimmt das Kniegelenk ein[1]). Es stellt unser größtes Gelenk dar. Wie beim Ellbogengelenk ist auch bei ihm bei gestrecktem Glied eine Extremstellung erreicht. Während beim ersteren das Ausmaß der Bewegungsmöglichkeit außer durch Weichteile hauptsächlich durch die knöcherne Führung des Humerus in der Ulnarzange gegeben ist, wird es beim Kniegelenk ausschließlich durch Weichteile — Kapsel, Bänder, Sehnen — begrenzt. Im Gegensatz zum Ellbogengelenk, in dem sich Beugung und Streckung im Humero-ulnar-Gelenk vollziehen, während Rotationen um die Längsachse (Pronation und Supination) in besonderen Gelenken zustande kommen, haben wir beim Kniegelenk die Möglichkeit der Flexion und Extension und der Rotation in ein und demselben Gelenk. Man kann deshalb die Articulatio tibio-femoralis als Trocho-ginglymus bezeichnen. Entsprechend dieser Doppelaufgabe hat das Kniegelenk eine spezialisierte Ausgestaltung erfahren. Wir treffen in ihm auf einen eigenartigen Bandapparat, genannt Ligamenta cruciata. Sie befinden sich in dem Raume, der zwischen den beiden Kondylen des Femur gelegen ist (Fossa intercondyloidea). In sie hinein ragt ein knöcherner Fortsatz der Tibia, die Eminentia intercondyloidea. Für diesen stellt der genannte Zwischenraum mit seinen Wänden eine Führungsnute dar. Der Condylus medialis des Femur ist gerade um so viel größer als der Condylus lateralis, daß die schiefe Richtung des Femurschaftes ausgeglichen wird. Vergleiche hierzu Abb. 128[2]); in ihr sind zugleich die Achsen der einzelnen Gelenke des Beines zu erkennen. Eine wichtige Rolle spielen die Außenbänder des Kniegelenkes. Sie nehmen mit zunehmender

[1]) Vgl. u. a. *H. Meyer*: Arch. f. Anat. u. Physiol. 1853. — *C. Langer*: Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. zu Wien. **32**. 99 (1858). — *W. Braune* u. *O. Fischer*: Abhandl. d. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., math.-physik. Kl. **17** (1891). — *H. Strasser*: Lehrbuch der Muskel- und Gelenkmechanik. **3**. 335. J. Springer, Berlin 1917. Hier finden sich weitere Literaturangaben. — [2]) Entnommen: *Hermann Braus*: Anatomie des Menschen. **1**. 537. J. Springer, Berlin 1921.

Abb. 128.



Achsen der unteren Extremität. Knochen in den natürlichen Abständen. Normalstellung.

Spannung gemeinsam mit den Innenbändern an der Führung der Knochen teil und ersetzen die diesen fehlenden Führungsflächen. Eine weitere Besonderheit des Kniegelenkes ist in den Zwischenknorpeln, den M e n i s c i, gegeben. Es hat jeder Kondylus des Femurendes eine eigene Zwischenscheibe.

Die Beugung und Streckung im Kniegelenk erfolgt nicht um eine feststehende Achse, vielmehr legt diese während des Bewegungs-

vorganges einen Weg zurück. Dieser stellt eine Spirale dar. Diese Besonderheit hängt mit der besonderen Gestaltung der Kondylen zusammen. Sie sind von vorn nach hinten gewölbt und zeigen im sagittalen Schnitt ihrer Gelenkfläche eine Spirale. Ihr Mittelpunkt befindet sich mehr im hinteren Teil des Kondylus; ferner nimmt ihr Radius vector von hinten nach unten und vorn zu. Betrachten wir zunächst die Streckung im Kniegelenk. Wir denken uns als Ausgangspunkt das gebeugte Knie. Die Seitenbänder sind dabei erschlafft. Der Unterschenkel ist in dieser Stellung gegen den Oberschenkel beweglich. Je mehr nun im Kniegelenk Streckung stattfindet, um so mehr spannen sich die Außenbänder an. Sie entspringen an den Kondylen des Femur, entsprechend dem Mittelpunkt der Spirale und inserieren am Capitulum fibulae und am Condylus medialis tibiae. Je größer der Winkel zwischen Unter- und Oberschenkel wird, um so größer wird der Abstand zwischen den Ansatzstellen der Außenbänder. Daher kommt es, daß sie mehr und mehr gespannt werden und schließlich einen Spannungszustand erreichen, der nicht mehr überboten werden kann. Jetzt ist die Grenze der Streckstellung des Kniegelenkes erreicht.

Mit der Streck- und Beugebewegung im Kniegelenk ist eine Rollung des Unterschenkels verknüpft. Es erfolgt zunächst beim Übergang von der Streck- in die Beugestellung eine Einwärtsrollung, der dann bei weiterer Beugung eine Auswärtsrollung folgt. Es wird dabei die anfängliche Pronationsbewegung wieder ausgeglichen. Während in Streckstellung Ober- und Unterschenkel eine Einheit darstellen, d. h. das Kniegelenk versteift und keinerlei Bewegungen zwischen Unter- und Oberschenkel möglicht ist, vermögen wir in Beugestellung den ersteren ein- und auswärts zu rollen. Der gesamte Umfang dieser Bewegung beträgt etwa 25°[1]). Die Grenzen der Rollung werden durch das Verhalten der Innenbänder bestimmt. Bei der Rollung des Unterschenkels nach innen wickeln sich die Kreuzbänder stärker umeinander. Bei der Außenrotation wird umgekehrt die Kreuzung der genannten Bänder schließlich aufgehoben[2]).

Betrachten wir nun noch Gelenke mit Drehbewegungen um zwei Achsen. Hierher gehören z. B. das Atlanto-occipital-Gelenk und das Handgelenk[3]). In beiden Fällen besitzen die Gelenke in den zwei senkrecht sich schneidenden Achsen eine verschieden starke Krümmung, die im gleichen Sinn verläuft. In anderen Gelenken, wie z. B. im Gelenk zwischen Os multangulum majus und dem Metacarpus pollicis, findet sich eine in den beiden sich senkrecht schneidenden Achsen in ungleichem Sinne verlaufende Krümmungsfläche. Man nennt diese Gelenkform auch Sattelgelenk. Zur Ausführung kommt in dem genannten Gelenk Beugung und Streckung; außerdem finden seitliche

---

[1]) *R. du Bois-Reymond*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 544 (1896). — [2]) Vgl. über die Bedeutung der Ausgestaltung des Femurendes auch *H. v. Baeyer:* Bewegungslehre und Orthopädie. Ferd. Enke, Stuttgart 1925. — [3]) Eine eingehende Analyse der Bewegungen im Handgelenk und den Fingern findet sich bei *R. v. Recklinghausen*: Gliedermechanik und Lähmungsprothesen. **1.** Studien über Gliedermechanik, insbesondere der Hand und der Finger. J. Springer, Berlin 1920. — Über den Bau des Handgelenkes vgl. *Hans Virchow*: Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde, Berlin. Jahrg. **1921.** 57 (1921).

Bewegungen statt. Das Sattelgelenk gestattet auch noch in beschränktem Ausmaße Bewegungen in anderer Richtung. Es kann der Daumen einen kegelförmigen Raum umschreiben.

Endlich besitzen wir Gelenke, die eine Drehung um einen festen Punkt gestatten. Hierher gehört das sog. Kugelgelenk, Arthrodie genannt. Es nähert sich die eine Gelenkfläche der Kugelform, während die andere, die Gelenkpfanne, eine Hohlkugel darstellt. Es sind Pendelbewegungen in jeder beliebigen Ebene, ferner Rotationen um die Längsachse der Extremität möglich, und endlich kann von ihr der Mantel eines Kegels umschrieben werden, dessen Spitze im Drehpunkt des Gelenkes liegt und dessen Mantelfläche von der Extremität selbst in Gestalt der entsprechenden möglichen Grenzbewegungen zur Darstellung gebracht wird. Kugelgelenke stellen das Schulter-[1]) und das Hüftgelenk dar[2]). In beiden Gelenken sind die am Skelett möglichen Bewegungsexkursionen im lebenden Organismus beträchtlich eingeschränkt. Einerseits sind es die Kapsel und Bandapparate, die der Bewegung Grenzen ziehen, und andererseits sind es Muskeln, die hemmend eingreifen. Als Beispiel sei angeführt, daß das gestreckte Bein in seiner Hebung nach vorne durch die Anspannung der an der Hinterseite des Oberschenkels befindlichen Beugemuskeln (M. semitendinosus, M. semimembranosus, langer Bizepskopf) erheblich beschränkt wird. Bringt man jene Muskeln durch Beugung im Kniegelenk zum Erschlaffen, dann läßt sich der Oberschenkel bis über die Horizontale hinaus heben.

Betrachten wir die Ausbildung der einzelnen Skeletteile in allen ihren Einzelheiten und ferner die Ausgestaltung der Muskulatur — kurze dicke Muskeln, da, wo es insbesondere auf große Kraftentfaltung ankommt, lange, schlanke Muskeln, wo Schnelligkeit und Ausgiebigkeit der Bewegung im Vordergrund stehen —, so stoßen wir überall auf eine große Ökonomie. Es werden mit möglichst wenig Material Höchstleistungen angestrebt. Überall begegnen wir Anpassungsvorgängen an die vorhandenen Bedingungen und die zu leistenden Funktionen. Die Muskeln sind so an das Skelett angefügt, daß sie die Bewegungsmöglichkeiten möglichst wenig beeinträchtigen. Wir sehen, wie sich während der fötalen Entwicklung die Muskelgebiete und die einzelnen Skeletteile[3]) formen, und die Gelenke sich ausbilden[4]), ohne daß irgendwelche funktionelle Beanspruchungen stattfinden. Die ererbte Anlage macht sich geltend. In besonders hohem Maße fesselt unser Interesse der feinere Bau der Knochen und seine ganze Entwicklung. Wir haben uns

[1]) Vgl. hierzu *S. Mollier*: Über die Statik und Mechanik des menschlichen Schultergürtels unter normalen und pathologischen Verhältnissen. G. Fischer, Jena 1899. — [2]) Eine interessante Aussprache hat die Vorstellung der Gebrüder *Weber* hervorgerufen, wonach das Zusammenhalten der in einem Gelenk vereinigten Knochenenden durch den Luftdruck bedingt sein sollte. Vgl. hierzu *Wilhelm* u. *Eduard Weber*: Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge. 2. Teil, S. 64, 147. Göttingen 1836. — *E. Rose*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 545 (1865). — *H. Buchner*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 22 (1877). — *A. Fick*: Spezielle Bewegungslehre im Handbuch der Physiol. (herausgegeben von *L. Hermann*). **1** (2). 276. 1879. — *Chr. Aeby*: Deutsche Z. f. Chirurgie. **6**. 394 (1876). — *R. du Bois-Reymond*: Spezielle Muskelphysiologie oder Bewegungslehre. S. 87. August Hirschwald. Berlin 1903. — [3]) Vgl. z. B. *F. Lange* u. *P. Pitzen:* Z. f. orthopäd. Chirurgie. **41**. 133 (1921). Hier finden sich weitere Literaturangaben. — [4]) Vgl. u. a. *Carl Hesser:* Jahrb. f. morphol. u. mikrosk. Anat. Abt. 1. Morphol. Jahrb. **55**. 489 (1926).

bereits mit der Verkalkung der Knochengrundsubstanz und der anschließenden Verknöcherung beschäftigt[1]). Hier sei noch eingefügt, daß bei der Knochenbildung fermentative Vorgänge eine bedeutsame Rolle spielen. Es findet sich im werdenden Knochen Phosphatase[2]). Sie stammt von Osteoblasten und hypertrophischen Knorpelzellen ab. Sie hydrolysiert Phosphorsäureester, die dem Blute entstammen und bedingt so ein Ansteigen der PO_4-Konzentration. Der Gehalt an genanntem Ferment sinkt mit fortschreitender Verknöcherung.

Der fertige Knochen mit seiner Gesamtstruktur, seinem Periost, seiner Nerven- und Blutgefäßversorgung und seinem Feinbau muß bei der Betrachtung seiner Funktionen und insbesondere auch seiner mechanischen Leistungen stets von dem Gesichtspunkte eines lebenden Gewebes betrachtet werden. Seine Eigenschaften sind ohne jeden Zweifel unter den im Organismus gegebenen Verhältnissen andere, als sie der tote Knochen aufweist. Wir haben oben schon hervorgehoben, daß ererbte Anlagen für die Entwicklung der Muskulatur und der Skeletteile und insbesondere auch für die Gelenkbildung maßgebend sind. Dabei können später stattfindende funktionelle Beanspruchungen noch mancherlei Besonderheiten bedingen, jedoch entwickelt sich die Grundstruktur ohne solche. Es gilt dies auch für die Entwicklung und Ausbildung des Knochengewebes, die nach dem Grundsatz, mit möglichst wenig Material eine möglichst große Festigkeit zu erzielen, erfolgt. Jeder einzelne Knochen hat, je nach seiner besonderen Beanspruchung einen besonderen Bau. Während die Knochen des Schädeldaches im wesentlichen als Schutz für den Inhalt der Schädelhöhle[3]) und zugleich auch als Ansatz für Muskeln dienen, sind die übrigen Skeletteile Druck- und Zugwirkungen ausgesetzt.

Betrachten wir die langen Knochen der Extremitäten, die hauptsächlich gegen Biegung Widerstand zu leisten haben, so fällt uns zunächst auf, daß sie in Gestalt von Röhren ausgebildet sind. Es wird dadurch bei gleicher Materialmenge ein viel größerer Durchmesser erreicht, als wenn aus ihr eine kompakte Masse zu bilden wäre. Mit der Größe des Durchmessers nimmt die Biegungsfestigkeit zu. Die ausgesparte Höhlung wird in ökonomischer Weise ausgenützt! Sie beherbergt das Knochenmark[4]). Man kann dieses als ein Gewebe für sich mit Funktionen betrachten, die in keinem unmittelbaren Zusammenhang mit dem es umgebenden Knochengewebe stehen, vielmehr kommen die Leistungen des genannten Gewebes dem ganzen Organismus zugute. Es ist je nach den Ansprüchen, die an es gestellt werden, in verschiedenem Funktionszustand. Während es in den kleineren spongiösen

---

[1]) Physiologische Chemie II, S. 36 ff. — Vgl. auch *R. Leriche* u. *A. Policard:* Les problèmes de la physiologie normale et pathologique de l'os. Masson & Cie., Paris 1926. — [2]) *R. Robison:* Biochem. j. **17**. 809 (1923). — *R. Robison* u. *K. M. Soames:* Ebenda. **18**. 740 (1924); **19**. 153 (1925). — *H. D. Kay* u. *R. Robison:* Ebenda. **18**. 755 (1924). — *H. Davenport Kay:* Brit. j. of exper. pathol. **7**. 177 (1926). — *M. Martland* u. *R. Robison:* Biochem. J. **20**. 847 (1926). — [3]) Vgl. über Schädelstatik: *G. Wetzel:* Anat. Anz. Ergänzungsbd. **55**. 216 (1922); Ergänzungsbd. **58**. 35 (1924). — [4]) Vgl. hierzu u. a. *A. Piney:* Brit. med. j. 792 (1922). — *Victor Schilling:* Das Blutbild und seine klinische Verwertung. 5. u. 6. Aufl. G. Fischer, Jena 1926; Die Naturwissenschaften. **14**. 829 (1926). — *Yamamoto:* Arch. f. path. Anat. u. Physiol. **258**. (1925).

Knochen stets gut durchblutet ist und durch seine eigene rote Farbe die Funktion als blutbildendes Organ verrät, treffen wir bei erwachsenen Personen in den langen Röhrenknochen unter gewöhnlichen Verhältnissen auf ein Gewebe, das in seinem Aussehen an Fettgewebe erinnert. Doch kann auch dieses, z. B. bei großen Blutverlusten, wieder in sog. rotes Knochenmark übergehen und mithelfen, dem Blutgewebe wieder seine zur Erfüllung seiner mannigfachen Aufgaben erforderliche Zusammensetzung zu geben. Bekannt ist, daß das Knochenmark neben der Hervorbringung von roten Blutkörperchen auch weiße Zellen (Granulo-

Abb. 129.

Frontalschnitt durch das proximale Ende des Femur.

zyten) und insbesondere auch Blutplättchen[1]) bildet. Der Raum, der vom roten Knochenmark eingenommen wird, wird beim erwachsenen Menschen auf etwa 1400 cm^3 geschätzt. Es entspricht dieses Volumen ungefähr dem, das die Leber umfaßt[2]). Dazu kommen dann noch jene Markmassen, die in den langen Röhrenknochen untergebracht sind, und die, wie schon erwähnt, bei besonderen Anforderungen auch in rotes Mark übergehen können. Man erkennt ohne weiteres, daß wir

[1]) Vgl. hierzu Physiologie II, S. 69. — [2]) *G. Wetzel:* Anat. Anz. **53**. Ergänzungsbd. 82 (1920).

hier ein Gewebe vor uns haben, das größte Aufmerksamkeit verdient, insbesondere auch in Hinsicht auf Beziehungen zu Funktionen anderer Organe. Es ist naheliegend, an die Aussendung von Inkretstoffen zu denken und ferner nachzuforschen, wie solche aus anderen Organen auf das Knochenmark einwirken. Es muß eine außerordentlich feine Regulation vorhanden sein, die beständig den Ersatz an roten Blutkörperchen derem Abgang anpaßt. Im erwachsenen Organismus wird die Masse der blutbildenden Gewebe verringert. Es bewahrt jedoch das

Abb. 130.

Frontalschnitt des distalen Femurendes.

ausgeschaltete Gewebe, wie schon erwähnt, die Eigenschaft, auf bestimmte Reize hin, sofort wieder in volle Funktion überzugehen. Wir haben im ruhenden Knochenmark offenbar in großer Anzahl stillgelegte Blutkapillaren und vielleicht auch größere Gefäße vor uns, die im Augenblick erhöhter Beanspruchung in Funktion treten und der gesteigerten Durchblutung dienen. Wenn wir von der Ausrüstung roter Blutkörperchen sprechen, so wird damit die Erinnerung an den ganzen komplizierten Vorgang in allen seinen Feinheiten geweckt, der diesem

Abb. 131.

Sagittalschnitt des proximalen Tibiaendes.

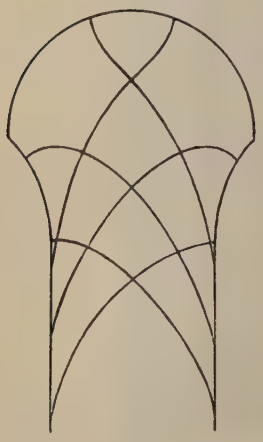
Abb. 132.

Sagittalschnitt des Calcaneus.

Vorgang zugrunde liegt[1]). Es muß der Blutfarbstoff gebildet, das Stroma hergestellt und dann der erstere im letzteren verankert werden. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß uns die Funktionen des Knochenmarkes zur Zeit nur unzureichend bekannt sind. Es verdient ein höheres Interesse, als ihm bis jetzt im allgemeinen zugewandt worden ist. Es stellt ein Organ für sich dar.

Was nun die Knochenbälkchen der Spongiosa und ihre Anordnung anbetrifft, so zeigt ein Blick auf die Abb. 129—132[2]), S. 396—397, daß sie an den Stellen am dichtesten angeordnet sind, an denen bei der Beanspruchung des Knochens besondere Druck- und Zugwirkungen auftreten. Es lassen sich unschwer in der Spongiosa der einzelnen Knochen Bälkchensysteme nachweisen, die in Beziehung zu den auf den Knochen, dem sie angehört, einwirkenden Kräften zu bringen sind. Es bilden sich räumliche Fachwerke heraus[3]). An der Bildung der Spongiosa sind im wesentlichen Plättchen beteiligt. Es finden sich aber auch Bälkchen und Röhrchen. In der Anordnung der Plättchen der Spongiosa ist eine bestimmte Richtung besonders betont, oder es sind auch deren zwei bevorzugt. Im übrigen sind sie in Gitter oder Stäbe zusammengefaßt und bilden so rechtwinkelige Verstrebungen der übrigen Anteile der Spongiosa.

Abb. 133.



Betrachten wir z. B. das Verhalten der Spongiosa in Röhrenknochen. Das Mittelstück der Diaphyse ist bei den langen Knochen des Menschen frei von Spongiosa. Nur vereinzelt sieht man z. B. bei der Tibia einzelne Plättchen von der Kompakta der Diaphyse aus entspringen. Die Hauptentwicklung hat die Spongiosa in den Epiphysen und ihrer Nachbarschaft. In dieser Gegend ziehen von allen Seiten her Plättchen von der Kompakta aus nach dem Inneren in Bogen, die ihre Konvexität der Epiphyse zuwenden. Es entstehen so Bogenstrukturen, wie sie in schematischer Weise in Abb. 133[4]) angedeutet sind. Je näher der

---

[1]) Physiologische Chemie II, Vorlesung II. — [2]) Entnommen: *Hermann Triepel:* Die Architekturen der menschlichen Knochenspongiosa. J. F. Bergmann, München-Wiesbaden, 1922. — [3]) Vgl. hierzu *Hermann Triepel:* Z. f. d. ges. Anatomie. 2. Abt. Z. f. Konstitutionslehre. **8.** 269 (1922). Die Architekturen der menschlichen Knochenspongiosa. J. F. Bergmann, München-Wiesbaden 1922. Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben. — Vgl. ferner insbesondere *W. Biedermann* im Handbuch der vergl. Physiologie (herausgegeben von *Hans Winterstein*). **3.** 1085. G. Fischer, Jena 1914. — Verwiesen sei noch auf *H. v. Meyer:* Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med. 615 (1867). Zur genaueren Kenntnis der Substantia spongiosa der Knochen. Stuttgart 1882. — *J. Wolff:* Arch. f. path. Anat. u. Physiol. u. klin. Med. **155.** 256 (1899). — *E. Albert:* Einführung in das Studium der Röhrenknochen. Wien 1900; Wiener med. Wochenschr. Nr. 4—6 (1900). — *W. Gebhardt:* Arch. f. Entwicklungsmechanik. **11.** 383 (1901); **12.** 1 (1901); **16.** 377 (1903); **20.** 187 (1905); Anat. Anz. **21** (Ergänzungsbd.). 65 (1902). — *F. v. Friedländer:* Anat. Hefte. **23.** 234 (1904). — *A. Kirchner:* Arch. f. Entwicklungsmechanik. **24.** 539 (1907). — [4]) Entnommen: *Hermann Triepel:* Z. f. Konstitutionsforschung. **8.** 269 (1922).

Ursprungsort der Bogen der Epiphyse liegt, um so steiler verlaufen die Kuppelbildungen. Die Wände der einzelnen Kuppeln durchdringen sich gegenseitig. Dabei schneiden sie sich rechtwinklig. Das Bild, das die Spongiosa im einzelnen darbietet, wird dadurch ein mannigfaltiges, daß die einzelnen Sektoren der Kuppeln ungleich stark ausgebildet sind. Auch ist die Form der Kuppeln eine verschiedene. Man trifft ferner auf horizontal und auch radiär angeordnete Plättchen. Man kann die Spongiosa als eine Ineinanderschachtelung zahlreicher Hohlgebilde betrachten. Zum Teil sind sie auch nebeneinander gestellt. Sie haben je nach der Knochenart verschiedene Gestalt und Ausbildung. Sie sind z. B. in gewissen Fußwurzelknochen und den Basen der Metatarsalien kubisch oder keilförmig oder, wie in den anderen Fußwurzelknochen, ovoid geformt, oder es sind Kuppeln, Kelche, Hohlzylinder vorhanden, wie in den Diaphysenenden und Epiphysen der langen Knochen. Alle diese Hohlgebilde sind durch weitere Plättchen und Bälkchen verstrebt und zu einem Fachwerk zusammengefaßt.

Kommt es aus irgendeinem Grunde zu einer Abänderung in der Krafteinwirkung auf einen Knochen, d. h. ändert sich ihre Richtung, oder wird die Beanspruchung eines solchen sonst tiefgehend verändert, dann kann es im Laufe der Zeit zu einem entsprechenden Umbau der Spongiosa kommen[1]). Es findet eine Anpassung an die neugeschaffenen Bedingungen statt. Es ist dies z. B. der Fall, wenn infolge Verlustes eines Beines die Körperlast im wesentlichen von einem Bein getragen werden muß.

---

[1]) Vgl. u. a. *J. Wolff:* Das Gesetz der Transformation der Knochen. Berlin 1892. — *J. Schaffer:* Anat. Anz. **38** (Ergänzungsh.). 162 (1911). — *G. Magnus:* Z. f. angew. Anat. u. Konstitutionslehre. **2**. 423 (1917); Arch. f. orthopäd. u. Unfall-Chirurgie. **20**. 27 (1921). — *W. Roux:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 120 (1885); Berliner klin. Wochenschr. Nr. 21 (1893); Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. u. klin. Med. **209**. 168 (1912). — *H. Triepel:* Anat. Hefte. **25**. 209 (1904); **33**. 47 (1907).

Vorlesung 16.

Die besonderen Funktionen der Muskeln in ihren Beziehungen zum Skelett

(Fortsetzung).

Stehen, Gehen, Laufen, Springen, Schwimmen des Menschen.

Wir verwenden unsere Muskeln zur Erteilung von Beschleunigungen. Wir führen Bewegungen aus. Ein Blick auf die Funktionen unserer oberen und unteren Extremität zeigt uns, wie außerordentlich viel mannigfaltiger diejenigen der ersteren sind. Mit dem aufrechten Gang sind diese im wesentlichen von der Funktion, als Stütze zu dienen, entbunden worden. Die ganze Skelettausbildung nebst derjenigen der Muskulatur ist in den Dienst der vielgestaltigen Verwendung insbesondere der Hand gestellt. Sie ist ein Instrument von größter Genauigkeit geworden. Ihre Ausbildung ist ganz wesentlich daran mitbeteiligt, daß der Mensch in seiner Entwicklung weit über das Tier hinausgekommen ist. Freilich genügt die periphere Organisation als solche nicht, vielmehr ist die zentrale maßgebend. Wir sehen, wie der Künstler mit der im wesentlichen gleichen peripheren Ausgestaltung von Arm- und Handanteilen, wie sie allgemein dem Menschen zukommt, den Zeichenstift und den Pinsel in einer Weise führt, die dem nicht entsprechend Begabten versagt ist. Wie ein Wunder erscheint es uns, wenn der Geigenbogen den Saiten je nach dessen in feinster Weise beeinflußten Führung Töne und Klänge entlockt, die zu einer Harmonie zusammenklingen, die unsere Seele mitschwingen läßt und uns der Gegenwart entrückt. Wie unendlich fein und mannigfaltig muß das Zusammenspiel aller jener Zentren und ihrer angeschlossenen Bahnen sein, um die in Frage kommenden Muskeln fortlaufend mit entsprechenden Impulsen zu versehen und zugleich die durch propriozeptive Reize bedingten, zentripetal laufenden Erregungen in entsprechender Weise zu verwerten[1])! In besonders eindrucksvoller Weise belegen jene Künstler die ausschlaggebende Bedeutung der in bestimmten Großhirnanteilen vorhandenen Organisationen für die Hervorbringung von künstlerischen Leistungen, die infolge Fehlens der Hände gezwungen waren, mit dem Fuße zu zeichnen, zu malen, zu geigen u.s.w.

[1]) Vgl. hierzu *W. Trendelenburg: Pflügers* Archiv. **201.** 198 (1923); Die natürlichen Grundlagen der Kunst des Streichinstrumentenspiels. J. Springer, Berlin 1925. — Vgl. auch *F. A. Steinhausen:* Physiologie der Bogenführung. 2. Aufl. Breitkopf u. Härtel, Leipzig 1907.

Wir erkennen in diesem Befunde einen besonders eindeutigen Beweis dafür, daß bestimmte Anteile der Großhirnrinde sich mit verschiedenen Bewegungszentren in einer Art und Weise in Beziehung setzen können, daß durch geeignete Zusammenfassung von Muskelgebieten entsprechende Leistungen zutage treten[1]). Unter normalen Verhältnissen sind es Arm- und insbesondere Handmuskeln, die in einem fein abgestuften Zusammenspiel, geleitet von entsprechenden Innervationen, zusammenarbeiten. Geführt sind die ganzen Bewegungsvorgänge von übergeordneten Zentren der Großhirnrinde, die ihrerseits an Hand von Bewegungsvorstellungen auf jene motorischen Zentren der in Frage kommenden Muskelgebiete einwirken, die wir S. 15 kennengelernt haben. Fehlen die Arme, dann werden entsprechende Beziehungen zu Bein- und Fußmuskeln geknüpft. Fortgesetzte Übung und dadurch immer fester geknüpfte Beziehungen zentraler Art zwischen den in Frage kommenden Gebieten der Großhirnrinde ermöglichen dann einen oft recht weitgehenden Ersatz des Armes und der Hand.

Bei den meisten Menschen ist die rechte Hand diejenige, mit der insbesondere jene Bewegungen ausgeführt werden, die zu komplizierteren Handlungen, wie z. B. zum Schreiben, erforderlich sind. Wir sprechen von einer Rechtshändigkeit. Linkshändigkeit kommt auch vor, jedoch tritt sie an Häufigkeit stark hinter der ersteren zurück[2]). Wir haben bereits wiederholt erfahren, daß die linke Großhirnhemisphäre für bestimmte Funktionen Zentren aufweist, die den entsprechenden der rechten Hemisphäre übergeordnet sind. So hat das linkshirnige motorische Sprachzentrum beim Rechtshänder die unbedingte Führung[3]). Man hat die rechte und linke Großhirnhemisphäre in ihrer Ausbildung vielfach verglichen und hat in der Tat ab und zu eine Asymmetrie zugunsten der letzteren aufgefunden, jedoch bei weitem nicht immer. Es ist sehr viel die Frage diskutiert worden, ob die Rechtshändigkeit bzw. die Linkshirnigkeit angeboren oder erworben sei. Es ist nun festgestellt worden, daß bei Kindern im Alter von 2—4 Jahren die Linkshändigkeit beinahe ebenso oft anzutreffen ist, wie die Rechtshändigkeit[4]). Bei Kindern von 4—6 Jahren wurden nur noch 18·9% Linkshänder angetroffen. Bei noch älteren Kindern erhält man Zahlen, die als bleibend anzusehen sind, nämlich etwa 4%[5]) — es ist dies die gleiche Prozentzahl an Linkshändern, die auch bei Erwachsenen festgestellt ist[6]). Es ist schwer, eindeutig festzustellen, ob dem mit der Entwicklung des Kindes erfolgenden Zurückgehen der Linkshändigkeit zugunsten der Rechtshändigkeit eine entsprechende angeboren festgelegte Entwicklung des Gehirns zugrunde liegt, oder aber ob Erziehung und die Gewohnheit die Umwandlung von Links- in Rechtshänder bedingen. Der Umstand, daß Gegenstände des täglichen Gebrauchs, wie die Schere u. s. w., ganz besonders für den Gebrauch

[1]) Vgl. hierzu auch das S. 38 Gesagte. — [2]) In der Bibel (*Richter* 20, 16) wird angegeben, daß sich unter 27 700 Streitern des Stammes Benjamin 700 befunden hätten, die „links" waren und dennoch mit der Schleuder ein Haar treffen konnten. Der Prozentsatz an Linkshändern ist auch heute noch ein sehr ähnlicher, nämlich 1—4% der erwachsenen Individuen. — [3]) Vgl. hierzu Physiologie III, S. 363. — [4]) *A. Bethe:* Deutsche med. Wochenschr. Nr. 17 (1925). — [5]) *Schäfer:* Berliner klin. Wochenschr. 295 (1911). — [6]) *Stier:* Untersuchungen über Linkshändigkeit. G. Fischer, Jena 1911. — Vgl. auch *Pfeifer:* Das menschliche Gehirn. Leipzig 1923.

mit der rechten Hand gestaltet sind, könnte mit dazu beitragen, daß die Tätigkeit der linken Hand mehr und mehr zurückgedrängt wird.

Sehr interessant ist auch die Frage nach dem Vorhandensein einer Asymmetrie in der Funktion der Beine. Es liegen in

Abb. 134.

Abb. 135.

Abb. 136.

Abb. 137.

Wälzen eines Kindes von 5 Monaten in Seitenlage.
Abb. 134. Ausgangsstellung. Abb. 135. Kopf spontan nach links gedreht. Abb. 136. Anschließend Schultergürtel nach links gedreht. Abb. 137. Anschließend Drehung des Beckens nach links.

dieser Hinsicht interessante Beobachtungen über Ringwanderungen vor, d. h. Personen, die sich auf weiten Flächen, z. B. im Schneesturm, verirrt hatten und glaubten, in bestimmter Richtung gewandert zu sein, kamen schließlich wieder zur Ausgangsstelle zurück[1]). Der Hang, beim Gehen nach rechts abzuweichen, ist häufig[2]). Ob Linkshänder unter

[1]) *F. O. Guldberg:* Z. f. Biol. **35**. 419 (1897). — [2]) *R. H. Kahn: Pflügers* Archiv. **207**. 432 (1925).

gleichen Bedingungen einen nach links offenen Kreisbogen beschreiben, steht dahin. Dagegen konnte beobachtet werden, daß beim Ersteigen einer vollständig symmetrisch gebauten Treppe, bei der ein Teil auf der rechten und ein entsprechender Teil auf der linken Seite emporführte, die Rechtshänder in einem hohen Prozentsatz den rechten Teil benutzten, während sich unter den die linke Seite ersteigenden Personen

Abb. 138.

Abb. 139.

Abb. 140.

Abb. 141.

Abb. 142.

Primitives Aufstehen eines $1^3/_4$ Jahre alten Kindes. Beide Arme werden aufgestützt. Ausgiebige Drehung um die Körperachse.

bis auf eine, welche die rechte Treppe verwendete, alle Linkshänder befanden[1]).

Es ist ein besonders reizvolles Problem, zu verfolgen, wie der aufrechte Gang sich in mannigfacher Weise in der Gestaltung des ganzen Organismus auswirkt[2]). Wir müssen uns hier bescheiden und wollen nur kurz streifen, wie sich beim Kinde das Aufrichten vollzieht[3]). Wird ein Säugling in Rückenlage flach auf den Boden gelegt, dann beobachtet man gewöhnlich nach kurzer Zeit, daß der Kopf in Seitenlage gedreht wird. Bald darauf folgt ihm der ganze Körper. Vgl. hierzu Abb. 134—137[4]), S. 402. In der zweiten Hälfte des ersten Lebensjahres drehen sich die Kinder immer häufiger um die Körperachse auf den Bauch. Zumeist wird zuerst der Kopf gedreht, dann folgt der Schultergürtel und schließlich das Becken. Es schließt sich dann Hebung des Kopfes in Normalstellung an. Die Kinder hocken dann auf allen Vieren. Ein weiterer Fortschritt ist dann der Übergang aus der Hockstellung in die sitzende Haltung. Von dieser aus lernen dann die Kinder schließlich, sich auf die Beine zu stellen. Die ganze dazu erforderliche Bewegungsfolge vollzieht sich mit der Zeit immer schneller. Es tritt dann im zweiten und dritten Lebensjahr eine Änderung ein, indem die Kinder sich den Übergang von der Rückenlage in die sitzende Haltung dadurch erleichtern, daß sie sich nicht mehr ganz um die Körperachse herumdrehen, sondern das Becken auf einer Seite mit dem Boden in Berührung lassen, wobei sie sich mit den Armen vorwiegend auf dieser Seite aufstützen (vgl. Abb 138—142, S. 403)[4]). In dieser Phase wird der Schultergürtel noch ausgiebig um die Körperachse herumgedreht. Im Laufe der Zeit wird die beim Aufstehen erfolgende Drehung der Wirbelsäule immer geringer (vgl. hierzu Abb. 143—145)[4]). Schließlich bildet sich jene Art des Aufstehens heraus, die für den Erwachsenen charakteristisch ist. Es wird nunmehr der Körper einfach symmetrisch abgerollt, bis er sitzt. Es helfen dabei die Arme durch Aufstützen der Hände auf den Boden mit (vgl. Abb. 146 bis 147)[4]). Aus der Sitzstellung erfolgt dann das Aufstehen durch das Aufstellen des Körpers auf die Beine in der Richtung nach vorne. Aus der Seitenlage dreht sich das Kind entsprechend dem Verhalten des Erwachsenen nicht mehr um die Körperachse, sondern auf kürzestem Wege um eine dorsoventrale Achse bis in die Sitzstellung. Im vierten bis fünften Lebensjahr wird der ganze Entwicklungsgang des Aufstehens vollendet.

Es ist von großem Interesse, daß der Mensch zunächst beim Aufstehen eine primitive Periode durchmacht, die er mit den Vierfüßern gemeinsam hat. Erst dann folgt das spezifisch menschliche, symmetrische Aufstehen. Wir haben schon früher darauf hin-

[1]) *Emil Abderhalden: Pflügers* Archiv. **177.** 213 (1919). — Vgl. zu dem ganzen Problem auch *Pintner:* Vorträge des Vereins zur Verbreitung naturwiss. Kenntnisse in Wien. **58.** Heft 1 (1918). — *Hans Günther:* Biol. Zbl. **39.** 513 (1919). — [2]) Vgl. hierzu *Sigrid Knauer:* Ursachen und Folgen des aufrechten Ganges des Menschen. Anatomische Hefte. II. Abt. Ergebnisse. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1916. — [3]) *Georg Schaltenbrand:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **87.** 23 (1925). — Vgl. auch Physiologie III, S. 628. — [4]) Entnommen: *Georg Schaltenbrand:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **87.** 23 (1925).

Abb. 143.

Abb. 144.

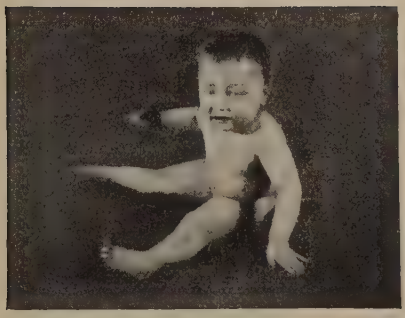
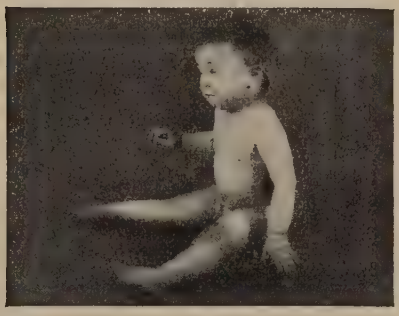


Abb. 145.



Aufstehen in der Übergangsphase. $3^1/_2$jähriges Mädchen. Der Körper wird nur noch wenig gedreht, ein Arm wird seitlich aufgestützt.

Abb. 146.

Abb. 147.

Endgültige Form des Aufstehens. 7jähriger Junge. Der Körper wird symmetrisch vom Boden abgerollt.

gewiesen, daß das Aufstehen von vier Stellreflexen beherrscht wird[1]), und zwar kommen in Frage: der Labyrinthstellreflex auf den Kopf, der Halsstellreflex, der Körperstellreflex auf den Kopf und der Körperstellreflex auf den Körper. Mit zunehmendem Alter treten einzelne von diesen Reflexen mehr und mehr zurück. Schließlich sind sie gar nicht mehr zu erkennen. Sie treten jedoch wieder hervor, wenn bestimmte Störungen im Zentralnervensystem vorhanden sind. Ein Abbau höherer Funktionen bringt solche zum Vorschein, die in der ersten Entwicklung des Organismus eine bedeutsame Rolle gespielt haben.

Betrachten wir nunmehr das aufrechte Stehen. Es interessiert uns, zu erfahren, welche Bedingungen erfüllt sein müssen, damit die vertikale Haltung des Körpers gehalten werden kann. Wir haben nun bereits erfahren, daß das Stehen mit einer Erhöhung des Gaswechsels verbunden ist, und zwar ist diese je nach der Art des Stehens verschieden groß. Wir können „lässig" und ferner mit allen möglichen Übergängen „stramm" stehen. Auch die Verfolgung des Energiewechsels beim Liegen und Stehen führt zu dem Ergebnis, daß beim letzteren ein erhöhter — jedoch an sich auffallend geringfügiger[2]) — Stoffumsatz stattfindet[3]). Wir können aus diesem Befunde schließen, daß das Stehen keinen Ruhezustand darstellt, vielmehr wird dabei Arbeit geleistet. Es sind Skelettmuskeln in Tätigkeit. Wir bedürfen übrigens zu dieser Feststellung keiner Stoffwechselversuche. Der Umstand, daß wir beim Stehen ermüden, zeigt uns ohne weiteres an, daß es keinen passiven, sondern einen aktiven Zustand darstellt[4]). Daß beim Stehen Muskeltätigkeit erforderlich ist, wird sofort verständlich, wenn wir uns daran erinnern, daß der Körper an sich keine starre Masse darstellt, vielmehr aus mehreren Einzelteilen besteht, die durch Gelenke untereinander verbunden sind. Diese beweglichen Anteile gilt es in irgendeiner Weise festzustellen, damit der Körper in ein starres Gebilde verwandelt werden kann. Wir können bei der Betrachtung der das Stehen bedingenden Vorgänge einerseits den Körper als eine einheitliche starre Masse betrachten und prüfen, wie diese im Gleichgewicht gehalten wird. Andererseits können wir uns die Frage vorlegen, wie sich das Gleichgewicht der Kräfte an jedem einzelnen der durch Gelenke untereinander verbundenen Gerüstteile verhält.

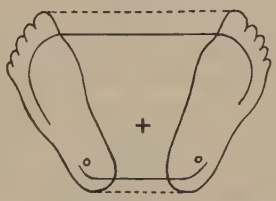
Betrachten wir zunächst das Stehen vom ersteren Gesichtspunkte aus. Wir können dieses als die durch Muskeltätigkeit gesicherte, senkrechte Gleichgewichtslage des Körpers kennzeichnen, bei der das vom Schwerpunkt des Körpers aus gefällte Lot — die Schwerlinie — den Boden im Bereich der Unterstützungsfläche

---

[1]) Vgl. Physiologie III, S. 628. — [2]) Vgl. hierzu *Ernst Simonson: Pflügers* Archiv. **214**. 405 (1926). — [3]) Vgl. hierzu Physiologische Chemie II, S. 508, 546. — [4]) Hingewiesen sei auch an dieser Stelle auf den Einfluß des Stehens auf Kreislauf und Atmung. Vgl. Physiologie II, S. 274, 275. Die Pulszahl steigt an. Die Atemventilation ist vergrößert. Vgl. hierzu *Ernst Simonson: Pflügers* Archiv. **214**. 403 (1926). — Auch die Zunahme des Volumens des Fußes beim Stehen weist auf Auswirkungen auf den Blutkreislauf hin. Es ist der Einfluß des hydrostatischen Druckes der auf ihm lastenden Blutsäule, der sich bemerkbar macht. Vgl. hierzu *E. Atzler* u. *Robert Herbst:* Z. f. d. ges. exper. Med. **38**. 137 (1923).

erreicht[1]). Die letztere umfaßt einmal die Sohlenfläche und dann, was besonders bedeutungsvoll ist, auch noch das zwischen beiden Füßen eingeschlossene Gebiet (vgl. hierzu Abb. 148)[2]). Dieses letztere kann je nach der Stellung, die von den Füßen eingenommen wird, verschieden groß sein. Je größer die Unterstützungsfläche ist, um so größer ist die Standfestigkeit, d. h. um so größer ist der Widerstand, der einer Störung des Gleichgewichtes entgegengesetzt wird. Wenn wir z. B. eine größere Last zu heben haben, stellen wir die Füße weiter auseinander. Das gleiche ist der Fall, wenn es gilt, einen Stoß aufzufangen. Übrigens ist die Unterstützungsfläche nicht ohne weiteres durch die äußeren Fußränder begrenzt, weil diese nicht starr und unnachgiebig sind[3]). Sie unterstützen vielmehr den Körper nur dann wirksam, wenn sie bis zu einem gewissen Grade zusammengedrückt sind. Es ist deshalb das Unterstützungsgebiet durch Linien begrenzt, die etwa 1·5 *cm* und an der Fußspitze sogar bis zu 3 *cm* innerhalb der äußeren Grenze der Fußflächen verlaufen.

Abb. 148.



Unterstützungsfläche beim symmetrischen Stehen. + = Projektion des Schwerpunktes auf die Unterstützungsfläche.

Die Festigkeit des Stehens hängt in erster Linie von der Lage des Schwerpunktes zu der Unterstützungsfläche ab. Der Körper kann nur in solchen Lagen stehen, in denen die Schwerlinie innerhalb dieser fällt. Je niedriger der Schwerpunkt bei gleicher Unterstützungsfläche gelegen ist, um so größer ist die Standfestigkeit. Sie hängt auch von der Schwere des Körpers ab. Je größer diese ist, um so mehr nimmt jene bei gleichbleibender Größe der Unterstützungsfläche zu. Es versteht sich von selbst, daß alle Lehren der Physik für die Standfestigkeit von starren Körpern auf die beim Stehen in Betracht kommenden Verhältnisse anwendbar sind, vorausgesetzt, daß unser Organismus eine starre Einheit darstellt.

Wir erkennen aus dieser Darstellung, daß die Kenntnis der Lage des Schwerpunktes im Körper von größter Bedeutung ist. Da dieser keine regelmäßige Gestalt darbietet, und er ferner eine Reihe von Geweben mit ganz verschiedenem spezifischem Gewicht aufweist, und endlich die erstere keine ein für allemal gegebene ist, vielmehr verschiedene Haltungen möglich sind, so erhellt daraus, daß die Feststellung der Lage des Schwerpunktes keine einfache Aufgabe darstellt. Will man sie für jede beliebige Stellung des Körpers bestimmen, dann bleibt nur übrig, den Schwerpunkt der einzelnen Körperteile für sich zu ermitteln[4]). Das ist jedoch nur an der Leiche möglich. Diese muß in

[1]) Vgl. hierzu die Darstellung von *R. du Bois-Reymond:* Spezielle Muskelphysiologie oder Bewegungslehre. S. 281. August Hirschwald, Berlin 1903. — [2]) Nach *W. Braune* u. *O. Fischer:* Abhandl. d. math.-physikal. Kl. d. k. sächs. Ges. d. Wissensch. **14**. 225 (1887) und insbesondere nach *R. du Bois-Reymond:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 562 (1900). — [3]) *R. du Bois-Reymond:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 562 (1900). — [4]) *Harless:* Abhandl. d. math.-physik. Kl. d. bayer. Akad. d. Wissensch. **8**. 1 (1860). — *W. Braune* u. *O. Fischer:* Abhandl. d. physik.-math. Kl. d. sächs. Gesellsch. f. Wissensch. **15**. 7 (1889).

einzelne Anteile — Kopf, Rumpf, Extremitätenanteile — aufgeteilt werden. Es werden dann alle Teile dreimal an verschiedenen Punkten aufgehängt, wobei sich in jedem Falle der Schwerpunkt senkrecht unter dem Aufhängepunkt einstellt. Es werden so je drei Ebenen in jedem Körperteil bestimmt, in denen der gesuchte Schwerpunkt gelegen sein muß; folglich liegt er in deren Schnittpunkt. Es ergab sich, daß der Schwerpunkt für die Gliederabschnitte mit großer Annäherung auf einer Linie gelegen ist, die den Mittelpunkt des proximalen Gelenkes mit demjenigen des distalen verbindet. Beim Rumpf liegt er gleichfalls nahezu auf der Längsachse, d. h. auf einer Linie, die die Mitte der Frontalachse des Atlanto-occipital-Gelenkes mit der entsprechenden Achse der beiden Hüftgelenke verbindet. Bei den Gliedmaßen liegt der Schwerpunkt entsprechend ihrer nach der Peripherie zu verjüngten Form proximal von ihrer Mitte. Es wird ihre Längsachse durch ihn etwa im Verhältnis von 4 : 5 geteilt. Der Schwerpunkt des Kopfes befindet sich in der hinteren Schädelgrube, unmittelbar hinter der Lehne des Türkensattels, und zwar in einer Frontallinie, die etwa durch die vorderen oberen Ohrmuschelansätze geht. Kennt man die Lage der Schwerpunkte der einzelnen beweglichen Anteile des Körpers, dann bleibt für die Bestimmung der Schwerpunktslage für den ganzen Körper die Aufgabe, die Lage des gemeinsamen Schwerpunktes einer Mehrzahl von gegebenen Massen ausfindig zu machen. Die geschilderte Methode der Feststellung der Lage des Gesamtschwerpunktes des Körpers hat den Nachteil, daß wir sie nicht am einzelnen Organismus durchführen können, bei dem ja das Gewicht der einzelnen der genannten Anteile ein individuell verschiedenes ist. Wir sind auf Werte angewiesen, die an der Leiche gefunden sind, d. h. wir können nur von Annäherungsbestimmungen des Schwerpunktes sprechen.

Es ist von großem Interesse, daß schon frühzeitig eine Methode ausfindig gemacht worden ist, um die Lage des Schwerpunktes bei gestreckter Rückenlage am lebenden Organismus festzustellen[1]). Es wird die Versuchsperson auf ein Brett gelagert, und dieses dann mit seiner Last über einer scharfen Kante ins Gleichgewicht gebracht. Es liegt dann der Schwerpunkt senkrecht über der Kante. Man kann die gleiche Methode für alle Stellungen des Körpers anwenden, die längere Zeit unverändert beibehalten werden können. Es wird dann jedesmal das Brett mit der Versuchsperson so lange auf der Kante hin und her geschoben, bis es mit seiner Last im Gleichgewicht schwebt. Es ist ohne weiteres klar, daß die Lage des Schwerpunktes von der ganzen Ausgestaltung des einzelnen Organismus abhängig ist. So wird bei gestreckter Rückenlage eine Person, bei der z. B. die Schultermuskulatur stark entwickelt ist, eine etwas andere Schwerpunktslage aufweisen als jemand, der in dieser Körpergegend keine so große Muskelmasse vereinigt. Es wird die Lage des Schwerpunktes in der zuletzt genannten Stellung als in der Höhe des zweiten Kreuzbeinwirbels bzw. 4 *cm* oberhalb der Hüftlinie befindlich angegeben.

---

[1]) *Alfonso Borelli:* De motu animalium. Romae 1676. — Vgl. auch *M. J. Croskey, P. M. Dawson, A. C. Luessen, J. E. Marohm* u. *H. E. Wright:* Americ. j. of physiol. **61**. 171 (1922).

Wenden wir uns nunmehr der Betrachtung der bei der Einnahme irgendeiner Haltung des Körpers erforderlichen Maßnahmen zur Feststellung der einzelnen, mittels Gelenken beweglich miteinander verbundenen Anteile des Körpers zu, dann müssen wir uns von Fall zu Fall die Frage vorlegen, in welcher Art und Weise die einzelnen Körperteile ins Gleichgewicht gebracht sind. Wir wollen als Beispiel die sog. bequeme Haltung beim Stehen wählen. Wollen wir diese genauer festlegen, dann geraten wir insofern in Schwierigkeiten, als das, was wir unter einer bzw. der „normalen" Haltung des menschlichen Körpers beim Stehen zu verstehen haben, kein ohne weiteres gegebener Begriff ist. Die aufrechte Haltung formt in erster Linie die Wirbelsäule. Sie erhält ihre ganzen Biegungen im Anschluß an jene. Wir finden beim Neugeborenen und solange der Säugling sich ausschließlich in liegender Stellung befindet, eine einfache, rückenwärts gekrümmte Wirbelsäule. Sobald der Kopf gehoben wird, kommt es zu einer Beeinflussung der Krümmung der Halswirbelsäule. Sie wird zurückgenommen und erhält damit ihre charakteristische lordotische Krümmung. Auf ihr federt der Kopf. Kommt es dann zum Sitzen und schließlich zum Stehen, dann nimmt die Wirbelsäule mehr und mehr ihre für den Menschen charakteristische Krümmung an. Es entwickelt sich die lordotische Krümmung der Lendenwirbelsäule. Sie ist beim Weibe geringer als beim Manne ausgebildet. Die lordotische Lendenwirbelsäule wird zum federnden Stiel für den Brustkorb und seinen Inhalt. Die Brustwirbelsäule erhält mit der Ausgestaltung der Lendenwirbelsäule eine nach hinten gerichtete konvexe Krümmung. Diese Kyphose ist beim Weibe entsprechend der schwächeren Lordose der Lendenwirbelsäule weniger stark ausgebildet als beim Manne[1]). Vgl. hierzu Abb. 149 und 150[2]), S. 410. Während des ganzen Wachstums wirken statische Momente auf die ganze Haltung der Wirbelsäule ein. Es ist noch alles im Flusse. Die einzelnen Wirbel streben ihrer endgültigen Form entgegen. Die Muskulatur der Wirbelsäule und ihrer Nachbarschaft wächst sich aus. Das Becken und der Schultergürtel mit ihren Muskelmassen gestalten sich u. s. w. Die Wirbelsäule folgt den verschiedenen auf sie einwirkenden Kräften. Stellen wir z. B. das Becken schräg, indem wir z. B. die gleiche Länge der Beine dadurch verändern, daß wir den einen Fuß auf eine erhöhte Unterlage stellen, dann bemerken wir sofort ein entsprechendes Ausweichen der Wirbelsäule und das um so mehr, je beweglicher ihre Anteile noch sind. Es wird die Körperlast nach der gehobenen Beckenseite verlegt. Die Folge davon ist eine kompensatorische Gegenkrümmung der oberen Brustwirbelsäule. Wirkt die Ursache der Umstellung der Wirbelsäulenkrümmung weiter — es ist dies z. B. bei einer Verkürzung eines Beines der Fall —, dann stabilisiert sich allmählich die erwähnte seitliche Verbiegung der Wirbelsäule. Es bildet sich eine bleibende Skoliose heraus. Sie bringt ihrerseits eine entsprechende kompensatorische Gegenkrümmung in der Lenden- und Halswirbelsäule zur Ausbildung.

---

[1]) Ich verdanke diesen Hinweis Herrn Kollegen *F. Lange*, München. — [2]) Entnommen: *S. Mollier:* Plastische Anatomie. Die konstruktive Form des menschlichen Körpers. Mit Bildern von *H. Sachs*. J. F. Bergmann, München 1924.

Betrachten wir nun, angefangen vom Kopf bis zum Fuß, alle einzelnen miteinander beweglich verbundenen Anteile des Körpers für sich. Vorausgeschickt sei, daß beim symmetrischen Stehen ein Umfallen nach der Seite nicht in Frage kommt, d. h. es brauchen zur Erhaltung des Gleichgewichtes gegen seitliches Fallen bei gleichmäßiger Unterstützung des Körpers durch beide Beine keine besonderen Maßnahmen getroffen zu werden. In Frage kommt nur die Erhaltung des Gleichgewichtes in sagittaler Richtung. Beim Kopf liegt der Schwerpunkt vor der Unterstützungsfläche des Atlanto-occipital-Gelenkes — 0·5 *cm* vor der frontal gerichteten Drehachse desselben. Die Folge davon ist, daß er, sich selbst

Abb. 149.

Abb. 150.

überlassen, nach vornüber fällt. Zur Aufrechterhaltung des Kopfes ist Muskeltätigkeit erforderlich. Es ist die kräftig entwickelte Nackenmuskulatur, die eingreift und den Kopf auf der Wirbelsäule feststellt. Was nun diese selbst anbetrifft, so erfordern nur diejenigen ihrer Anteile eine Feststellung mittels Muskeltätigkeit, die eine größere Beweglichkeit aufweisen. Es sind dies beim Erwachsenen die Hals- und Lendenwirbelsäule. Die erstere wird mittels der Nackenmuskulatur festgestellt, während bei der letzteren Eingreifen von Rückenmuskeln das Vornübersinken verhindert. Es kommt hierbei zu einer tonischen Ein-

stellung der Strecker der Wirbelsäule und damit zu einer Einsparung von Energie (vgl. hierzu das S. 406 Mitgeteilte). Unterstützt wird die Feststellung der Lendenwirbelsäule noch durch Anspannung der Bauchmuskeln. Durch diese werden die Baucheingeweide nach rückwärts und aufwärts gegen die Wirbelsäule gedrängt.

Es wäre somit der Körper — Kopf, Rumpf mit den an ihm hängenden Armen — bis zum nächsten Gelenk, nämlich dem Hüftgelenk, abgesteift. Der Schwerpunkt des erwähnten Anteils des Organismus liegt am vorderen Rande der unteren Fläche des 11. Brustwirbels. Das von ihm aus gefällte Lot verläuft etwa 0·8 *cm* hinter der frontal durch die beiden Hüftgelenke gelegten Achse[1]). Folglich müßte der Körper nach hinten überkippen, wenn nicht bestimmte Muskeln — vor allem der M. iliopsoas und ferner auch der M. rectus femoris — eingreifen würden.

Abb. 151.

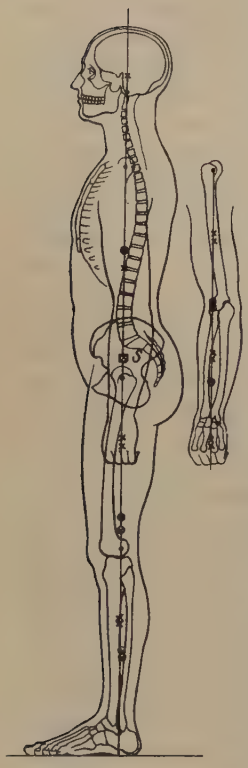
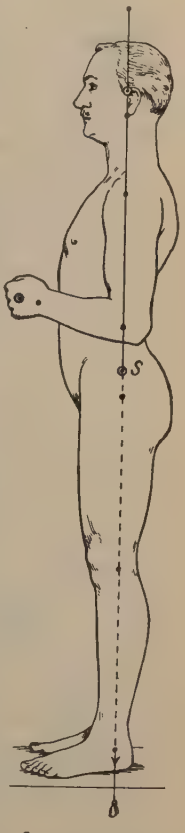


Abb. 152.

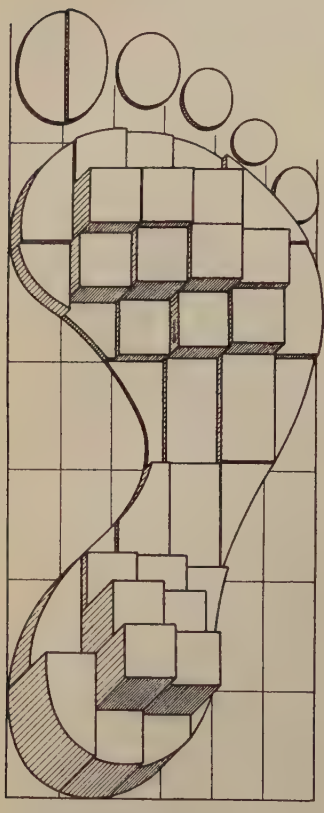


Wir gelangen nun zum nächsten Gelenk, nämlich zum Kniegelenk. Betrachten wir auch hier zunächst die Lage des Schwerpunktes des Kopf, Wirbelsäule, Arme und Oberschenkel im versteiften Zustand umfassenden Körperanteils. Er liegt etwa 1 *cm* vor der frontal gerichteten Kniegelenksachse. Es besteht somit für die erwähnte versteifte Masse die Neigung in den Kniegelenken, nach vornüber zu fallen. Befühlen wir im Stehen den M. quadrizeps, dann bemerken wir ohne weiteres, daß er schlaff ist. Es läßt sich die Kniescheibe verschieben. Dagegen sind die Kniebeuger in Tätigkeit, um einer Überstreckung im Kniegelenk vorzubeugen. Unterstützt werden diese durch die Bänder auf seiner Rückseite. Den Mechanismus der Feststellung des Kniegelenkes im gestreckten Zustand als solchen haben wir schon S. 390 ff. kennengelernt. Nun gilt es noch, den ganzen Körper im Sprunggelenk festzustellen. Es befindet sich der Schwerpunkt des ganzen Körpers 4·5 *cm* senkrecht unterhalb des Promontoriums[2]). Vgl. hierzu *S* in Abb. 151 und 152[3]). Das von ihm aus gefällte Lot verläuft etwas

[1]) *W. Braune* u. *O. Fischer:* Abhandl. d. math.-naturw. Kl. d. sächs. Gesellsch. d. Wissenschaften, Leipzig. **15.** 561 (1889). — [2]) *R. du Bois-Reymond:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 277 (1895). — *L. Hermann: Pflügers* Archiv. **62.** 603 (1896); **81.** 416 (1901). — *R. Grützner: Pflügers* Archiv. **73.** 607 (1898). — Vgl. auch *E. Fischer* u. *W. Steinhausen* im Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie (herausgegeben von *A. Bethe, G. v. Bergmann, G. Embden* u. *A. Ellinger*). **8** (1). 642. J. Springer, Berlin 1925. — [3]) Entnommen: *W. Braune* u. *O. Fischer:* Abhandl. d. math.-naturw. Kl. d. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., Leipzig. **15.** 561 (1889).

vor der frontal gelegenen Achse beider Fußgelenke zur Unterstützungsfläche. Die Wadenmuskulatur verhindert das Vornüberfallen in den Sprunggelenken. Betrachten wir nun noch die Rolle, die die Füße beim Stehen spielen. Der einzelne Fuß muß, um dem Zuge der Wadenmuskulatur nach oben und zugleich dem Drucke der Körperlast nach unten widerstehen zu können, in einen starren Hebelarm verwandelt sein. Es ist das nur unter Mitwirkung der an der Fußsohle befindlichen Sehnen und Muskeln möglich. Wir können sogar unter leichter Vorneigung des Körpers die Ferse vom Boden abheben und uns auf die Fußballen erheben. wobei dann die Wadenmuskeln am Fuß angreifend, der als ein Hebel[1]) wirkt, die ganze Körperlast tragen. Entgegen früheren Anschauungen hat es sich herausgestellt, daß die Füße mit ihrem Skelett beim Stehen nicht als Gewölbe mit einigen wenigen Stützpunkten funktionieren, vielmehr ruht das Knochengerüst als Ganzes auf dem Fettpolster der Sohle[2]) [3]). In Abb. 153[4]) ist die Druckverteilung auf die Mittelfußknochen dargestellt[5]).

Abb. 153.



Die Höhe jedes „Würfels" ist dem Mitteldruck auf dem entsprechenden Felde proportional.

Wir haben nun erfahren, an welchen Stellen des Körpers Muskelwirkung eingreifen muß, um ihn beim Stehen in eine mehr oder weniger starre Masse zu verwandeln. Es ist dann, wie schon S. 406 auseinandergesetzt, die senkrechte Gleichgewichtslage gesichert, sobald das aus dem Schwerpunkt des Körpers gefällte Lot in den Bereich seiner Unterstützungsfläche fällt. Betrachten wir einen stehenden Menschen genauer, dann erkennen wir, daß beständig Schwankungen um die Gleichgewichtslage stattfinden. Man kann diese aufschreiben, indem man in der Verlängerung der Längsachse des Körpers ein Pinselchen und über diesem eine horizontal liegende Schreibfläche anbringt[6]). Die Schwankungen des Körpers rühren daher, daß die, wie wir erfahren haben, zur Erhaltung des Gleichgewichtes in Tätigkeit befindliche

[1]) Vgl. hierzu *Henke:* Z. f. rat. Med. **24** (3). 247 (1865). — *J. R. Ewald: Pflügers* Archiv. **59**. 251 (1894). — *O. Fischer:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 101 (1895). — [2]) Vgl. hierzu u. a. *H. v. Meyer:* Statik und Mechanik des menschlichen Knochengerüstes. Leipzig 1873. — *G. Muskat:* Beiträge zur Lehre vom menschlichen Stehen. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 285 (1900). — [3]) Vgl. über die Struktur des Bindegewebes der Fußsohle: *A. Tietze:* Beitr.z. klin. Chir. **123**. 493 (1921). — [4]) Entnommen: *E. Abramson:* Skandin. Arch. f. Physiol. **49**. 76 (1926). — [5]) Vgl. auch *G. Frostell:* Z. f. orthopäd. Chirurgie. **47**. 3 (1925). — [6]) Vgl. hierzu *K. Vierordt:* Grundriß der Physiologie des Menschen. 2. Aufl. Tübingen 1862. — *Leiterstorfer:* Das militärische Training. Stuttgart 1897.

Muskulatur ununterbrochen unter der Leitung des Nervensystems steht. Es treffen bei ihr fortwährend Impulse ein, die das erforderliche Wechselspiel zwischen Agonisten und Antagonisten im Sinne einer entsprechenden Zusammenarbeit leiten, und zwar werden jene dadurch veranlaßt, daß fortgesetzt von der in Frage kommenden Muskulatur und ihren Sehnen Erregungen zentripetalwärts verlaufen. Auch von Hautsinnesorganen aus kommt es zur Übertragung von solchen. Ohne daß unser Bewußtsein eingreift, finden auf diesem Wege fortgesetzt Regulationen der Muskelspannung statt. Es sind Reflexvorgänge in großer Zahl am Werke, um jede Störung des Gleichgewichtes sofort wieder auszugleichen. Läßt z. B. die Wadenmuskulatur in ihrer Kontraktion etwas nach, dann wird sich sofort der oben geschilderte Umstand geltend machen, wonach das Bestreben des Vornüberkippens des Körpers im Fußgelenk besteht. Sofort kommt es infolge der Wirkung propriozeptiver Reize zu einer entsprechenden Gegenaktion. Aber nicht nur die erwähnten Sinnesorgane — diejenigen der Haut, der Muskulatur, der Sehnen und Bänder — wirken bei der fortlaufenden Einregulierung des Stehens mit, vielmehr kommen noch andere Sinnesgebiete in Betracht. Wir haben sie bereits eingehend besprochen und wollen hier nur kurz auf sie hinweisen. Es sind dies Labyrinthsinnesorgane und vor allem auch die Augen[1]). Sie kontrollieren ohne unser Zutun unausgesetzt die Stellung und Haltung unseres Körpers. Die Wirkung der Gesamtheit jener Sinnessysteme, die beim Festhalten einer bestimmten Haltung in Betracht kommen, tritt besonders dann in ausgesprochener Weise in Erscheinung, wenn sie geändert wird. Neigen wir den Kopf nach vorne oder hinten oder nach der Seite, oder bringen wir die Arme in bestimmte Lagen — nach vorne, oben, nach der Seite u. s. w. —, und erstrecken sich diese Veränderungen der Stellung bestimmter Körperanteile auf den Rumpf, dann ergeben sich jedesmal neue Einstellungen des Gleichgewichtes. Wir können rasch hintereinander die verschiedensten Haltungen einnehmen, ohne daß wir mit Willen diesen oder jenen Körperteil durch Muskelanspannung feststellen. Die Einregulierung des Körpergleichgewichtes vollzieht sich innerhalb gewisser Grenzen seiner Störung auf dem Wege der Selbstregulation.

Jede einzelne Haltung, die der Körper beim Stehen einnehmen kann, erfordert eine besondere Analyse. Besonders interessant ist z. B. die Verfolgung der Innehaltung des Gleichgewichtes, wenn eine Last z. B. vom Boden aus gehoben wird. Wir bücken uns und heben den Gegenstand und stemmen ihn dann schließlich in die Höhe. Sobald dabei das vom Schwerpunkt der im Gleichgewicht zu haltenden Masse aus gefällte Lot außerhalb von deren Unterstützungfläche fällt, sind mehr oder weniger umfassende Maßnahmen erforderlich, um das Umfallen zu verhindern. Es kommt zur Veränderung der Beinstellung u. s. w. Weiterhin können wir die Feststellung der einzelnen beweglichen Anteile des Körpers, z. B. bei tiefer Rumpfbeuge nach vorn und hinten, studieren oder eine tiefe Kniebeuge daraufhin untersuchen, wie sie im Gleichgewicht gehalten werden kann. Wir können uns, wie schon oben erwähnt, auf die Fußballen stellen und die Maßnahmen feststellen, die

[1]) Vgl. hierzu Physiologie III, Vorlesung 11 und 24.

dabei eingreifen, um das Körpergleichgewicht zu erhalten. Endlich können wir, was allerdings eine einfache Aufgabe darstellt, die Sitzlage in ihren verschiedenen Stellungen zum Gegenstand unserer Forschungen machen. Sie sind von großer praktischer Wichtigkeit. Wir müssen immer im Auge behalten, daß eine gewohnheitsmäßige Haltung des Körpers die Wirbelsäule in bestimmter Weise formen hilft. Es gilt daher namentlich die heranwachsende Jugend zu beaufsichtigen, damit nicht Schaden entsteht, der nicht wieder gutgemacht werden kann.

Erfordert schon das Studium des Stehens eine Berücksichtigung zahlreicher Gesichtspunkte, so vermehren sich diese, sobald wir zur Frage der beim Gehen sich vollziehenden Vorgänge übergehen. Das Gehen zeigt bekanntlich individuelle Eigentümlichkeiten. Wir können die einzelnen Persönlichkeiten an ihrem Gange erkennen. Wir können langsam und schnell gehen. Es gibt eine lässige und eine stramme Gangart. Es sind alle Übergänge bis zum Laufen vorhanden. Es kann nicht unsere Aufgabe sein, das Gehen in all seiner Mannigfaltigkeit zu analysieren. Wir wollen an dieser Stelle nur die wesentlichsten Punkte hervorheben. Während beim Studium des Stehens die einfache Betrachtung des Körpers uns schon viele Einzelheiten zu erkennen gibt, und wir ferner mittels der Ableitung von Erregungsströmen aus den in Frage kommenden Muskelgebieten fortlaufend Kenntnis von den in diesen sich vollziehenden Vorgängen erhalten, bedarf die Analyse des Gehaktes besonderer Einrichtungen[1]). Wir können entweder den gehenden Organismus in seiner Gesamtheit kinematographisch aufnehmen oder aber mit dieser Methode nur den Bewegungen einzelner Körperteile folgen. Man hat z. B. an dem einen Oberarm eine Geißler-Röhre befestigt und dann im Dunkeln Aufnahmen gemacht, während jene leuchtete. In der gleichen Weise kann man, ohne durch Bewegungsvorgänge anderer Körperteile Störungen zu erhalten, die anderen Anteile des Armes und weiterhin der Beine u. s. w. für sich photographisch aufnehmen. Wir haben es dann in der Hand, die fortlaufend aufgenommenen Bilder ganz langsam ablaufen zu lassen, um auf diese Weise jeder Einzelheit im einzelnen Bewegungsvorgang folgen zu können. In den Abb. 154 und 155[2]), S. 416, ist wiedergegeben, wie *Marey* seine Studien über das Gehen durchgeführt hat. Abb. 154 zeigt die Versuchsperson. Sie ist schwarz bekleidet. Auf dem Anzug sind helle Streifen zwischen den Hauptgelenken der Extremitäten befestigt. In Abb. 155, S. 416, ist eine Aufnahme der, wie geschildert, ausgerüsteten Person

---

[1]) Vgl. hierzu *Wilhelm* u. *Eduard Weber:* Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge. Göttingen 1836. — *E. J. Marey:* La machine animale. Locomotion terreste et aérienne. G. Ballière et Cie., Paris 1873; Le mouvement. G. Masson, Paris 1894; C. r. de l'acad. des sc. **94**—**126** (1882—1898); vgl. insbesondere C. r. de l'acad. des sc. **95**. 27 (1882); **96**. 1827 (1883). — *Muybridge:* The horse in motion, as shown by instantaneous photography. Turner & Cie, London 1882. — *W. Braune* u. *O. Fischer:* Abhandl. der math.-naturwissensch. Kl. der kgl. sächs. Gesellsch. der Wissensch. zu Leipzig. **17**. 70 (1891); **21**. Nr. IV (1895). — *O. Fischer* im Handbuch der physiol. Methodik (herausgegeben von *Robert Tigerstedt*). **2** (3). 181 ff. S. Hirzel, Leipzig 1908. — Vgl. auch *R. du Bois-Reymond:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 37, 222 (1917). — *J. Fränkel:* Z. f. orthopäd. Chir. **20** (1908). — *R. C. Ehnslie:* St. Bartholomews hospit. j. **27**. 172 (1920). — [2]) Entnommen: *E. J. Marey:* Le mouvement. 60 und 61. G. Masson, Paris 1894.

beim Laufen wiedergegeben. Man erkennt sehr deutlich die einzelnen Phasen der Bewegung der Arm- und Beinanteile und auch das Verhalten des Kopfes während des Laufens.

Das Gehen stellt eine durch abwechselnde Tätigkeit beider Beine vor sich gehende horizontale Fortbewegung des Körpers dar. Es erfolgt in der Regel vom Stehen aus. Läßt die Kontraktion der Wadenmuskeln etwas nach, dann kommt es zum Vornüberneigen des Körpers. Dieses wird dadurch vor dem Übergang in Vornüberfallen bewahrt, daß ein Bein vorgesetzt wird. Die Vorwärtsbewegung wird gleichzeitig durch Strecken des stehengebliebenen Beines verstärkt. Damit ist die Gehbewegung eingeleitet. Es setzt eine periodisch abwechselnde Tätigkeit beider Beine ein. Während das eine Bein den Körper stützt, ist das andere untätig. Man hat von einem aktiven und einem passiven Bein gesprochen bzw. von einem Stützbein und einem Schwingbein. Jedes Bein macht abwechselnd die Phase der Aktivität und der Passivität durch.

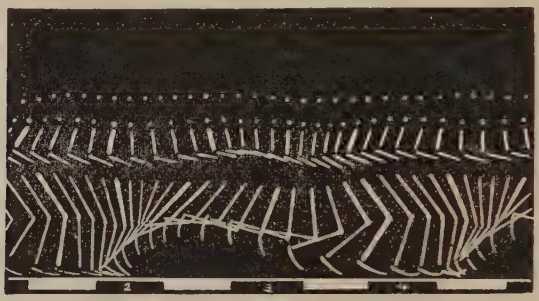
Abb. 154.

Am besten betrachtet man den Vorgang des Gehens, indem man von einer bestimmten Phase des einen Beines ausgeht und verfolgt, welche Bewegungen es ausführt. Wir wollen jene Phase als Ausgangspunkt wählen, in der das eine Bein Stützbein wird. Es hat diese Funktion von dem Augenblick an übernommen, in dem es seinen Vorschwung beendet hat und den Boden wieder berührt. Vgl. hierzu in Abb. 156[1]), S. 416, das Verhalten des linken Beines (L. F. 1—3). Das Aufsetzen des Beines erfolgt zuerst mit dem Hacken. In diesem Stadium des Gehaktes steht der Oberkörper noch weit hinter dem Fuß zurück. Nun hat der Körper während des Gehens beständig eine gewisse Geschwindigkeit nach vorn. Es entsteht ferner durch die zurücktreibende Kraft des vorn aufgesetzten Fußes und die vorwärtstreibende des Schwunges eine hebende Kraft. Durch diese wird der Körper gestützt und etwas gehoben. Das Bein, das zunächst beim Vorschwingen mit dem Hacken den Boden erreicht hat und dabei leicht gebeugt war, geht nunmehr in Streckstellung über. Die Fußsohle liegt nun ganz dem Boden auf. Das Bein neigt sich immer weiter nach vorn und berührt schließlich nur noch mit dem Fußballen den Boden. Es wird dabei das Bein verlängert. Im gleichen Sinn wirkt seine Streckung im Knie- und Fußgelenk. Fände diese Verlängerung des Stützbeines beim Vorneigen des Körpers nicht statt, dann würde der Rumpf ganz erheblich gesenkt. Mit der Überführung des Fußes in die zuletzt genannte Stellung erfolgt ein Abstoßen. Es wird der Körper nach vorne gestemmt. Vgl. hierzu Abb. 156, 3—9, S. 416.

[1]) Entnommen: *R. du Bois-Reymond:* im Lehrbuch der Physiologie des Menschen (herausgegeben von *W. Trendelenburg* und *A. Loewy*). 4. Aufl. S. 729. F. C. W. Vogel, Leipzig 1924.

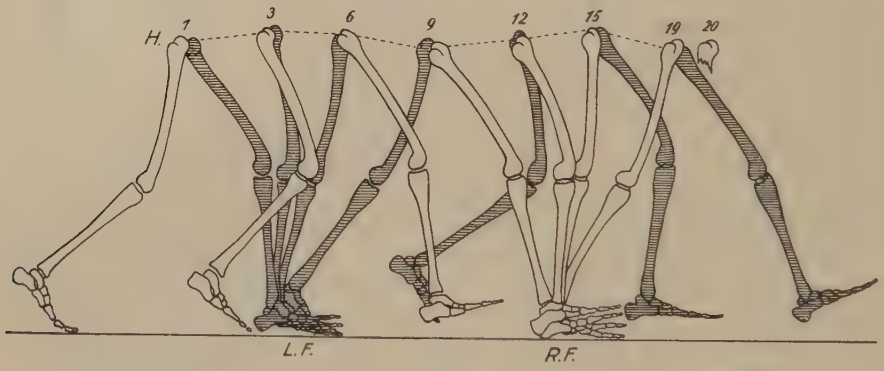
Nachdem das Stützbein die Funktion des Vorwärtsstemmens des Körpers beendet hat, geht es aus der aktiven in die passive Phase seiner Beteiligung am Gehakt über. Es erfolgt eine Beugung im Knie und damit eine Verkürzung. Es wird ferner der Fuß dorsal flektiert,

Abb. 155.



und nun schwingt das Bein am anderen vorbei, das seinerseits die Funktion des Stützbeines übernommen hat. Diese Phase des Gehaktes vollzieht sich, kurz bevor das letztere in Streckstellung übergegangen ist. Vgl. hierzu Abb. 156, 9—20. Hat das Schwingbein das Stützbein

Abb. 156.



Stellungen der Beine beim raschen Gehen (nach *W. Braune* und *O. Fischer*, modifiziert von *R. du Bois-Reymond*). Aus 20 Stellungen, die einen vollständigen Doppelschritt umfassen, sind 7 herausgegriffen. 1 ist der Augenblick, in dem das rechte (weiße) Bein den Boden verläßt, 3, 6, 9 gehören in die Periode des Schwingens des rechten Beines. 9—19 entsprechen der Periode des Stützens und Stemmens. Bei 20 wird die Stellung 1 wieder erreicht. Das linke Bein ist schraffiert.

passiert, dann wird das Knie unter gleichzeitiger immer stärker werdender Dorsalflexion des Fußes mehr und mehr gestreckt, um dann, nachdem die Ferse den Boden erreicht hat, sich wieder etwas zu biegen. Es wird das passive Bein vom Augenblick der Ablösung vom Boden an um eine ebenso große Strecke, wie es hinter dem Stützbein steht, nach

vorne bewegt. Man hat diese ganze Bewegung mit einer solchen des Pendels verglichen und zum Ausdruck gebracht, daß sie ohne jede Muskeltätigkeit erfolge. Es trifft dies jedoch nicht zu. Ganz ohne solche wird das passive Bein nicht nach vorne geführt, dagegen steht fest, daß sie gering ist. Schwere, elastische Kräfte und ferner eine Hemmung durch die Dehnung der dorsalen Beinmuskeln machen sich geltend (vgl. hierzu S. 376) und bedingen eine weitgehende Einsparung von Energieeinsatz durch Muskelkraft.

Aus der gegebenen Schilderung des Verhaltens der beiden Beine beim Gehen ergibt sich, daß dabei drei Phasen unterscheidbar sind, wovon zwei unmittelbar zusammengehören. Es sind die Perioden des Stützens und Stemmens. Eine dritte Periode ist die des Schwingens. Vergleicht man diese drei Phasen nach ihrer Zeitbeanspruchung, dann erkennt man, daß die beiden ersteren Perioden zusammengenommen etwas mehr Zeit beanspruchen als die Periode des Schwingens. Es ist dies darauf zurückzuführen, daß das Schwingbein den Boden erst dann verläßt, nachdem das zur Stütze gewordene Bein auf den Boden aufgesetzt worden ist. Es berührt diesen wieder, ehe das letztere aus der Funktion des Stemmens in die des Schwingens übergegangen ist. Es gibt somit — und das gilt selbst für das schnellste Gehen — Augenblicke, in denen beide Beine den Boden zugleich berühren. In Abb. 157[1]), S. 418, sind die zeitlichen Verhältnisse eines Doppelschrittes wiedergegeben. Die Dauer des Schrittes hängt von der Länge der Beine und von der Zeit ab, während der beide Füße den Boden zugleich berühren. Wir können diese letztere mit Willen beliebig einschränken oder erweitern. Die Länge des Schrittes beträgt im Mittel etwa 0·7—0·8 *m*. Sie ist gleichfalls von der Länge der Beine abhängig. Es ergeben sich dabei allerdings individuelle Unterschiede, indem eine Person mit langen Beinen gewohnheitsgemäß kurze und eine kleinere längere Schritte ausführen kann. Wir können ferner die Schrittlänge willkürlich verändern. Wollen wir einen großen Schritt ausführen, dann verkürzen wir durch Beugen des Knies das Stützbein entsprechend stark.

Es geht aus der gegebenen Darstellung des Zustandekommens des Gehens ohne weiteres hervor, daß dabei das Becken und mit ihm der auf ihm ruhende Anteil des Körpers abwechselnd gesenkt und gehoben wird. Das Maximum der Hebung findet in dem Augenblicke statt, in dem das eine Bein schwingt und das Stützbein gestreckt ist. Die größte Senkung kommt unmittelbar vor dem Aufsetzen des Schwingbeines zustande. Es ist ohne weiteres klar, daß die Höhenschwankungen je nach der Größe des Individuums, der Gangart u. s. w. verschieden groß sind. Im Durchschnitt werden 4—5 *cm* angegeben.

Besondere Maßnahmen erfordert der Umstand, daß die Körperlast bald auf das eine, bald auf das andere Bein verlagert wird. Dadurch kommen seitliche Schwankungen zustande. Sie betragen etwa 3 *cm*. Um zu verhindern, daß der Körper bei der periodisch sich wiederholenden Übertragung seiner Last auf das rechte bzw. linke Bein

[1]) Entnommen: *R. du Bois Reymond*: im Lehrbuch der Physiologie (herausgegeben von *W. Trendelenburg* und *A. Loewy*). 4. Aufl. F. C. W. Vogel, Leipzig 1924.

nach jener Seite umfällt, unter der das Stützbein weggenommen wird, muß ein aktives Hinüberschieben auf die neue stützende Seite erfolgen. Es sind dabei die Glutaei und die Mm. tensores fasciae latae beteiligt. Sehr gut lassen sich die beim Gehen eintretenden Verschiebungen des Rumpfes und ihre Folgen bei der Betrachtung des Verhaltens des Beckens verfolgen. Es dreht sich nämlich bei jedem Schritt um das Stützbein nach vorn. Zugleich wird die dem Schwingbein entsprechende

Abb. 157.

Schulter zurückgeschwungen. In dem Ausmaße der seitlichen Verschiebungen des Rumpfes zeigen sich erhebliche individuelle Unterschiede.

Wir haben bereits wiederholt darauf hingewiesen, daß beim Gehen auch die Arme bewegt werden. Wir sprachen von Mitbewegungen (vgl. hierzu S. 65). Es wird mit dem Vorschwingen des Beines jeweilen der Arm der entgegengesetzten Körperseite auch nach vorwärts bewegt. Er wird dabei im Ellbogengelenk gebeugt und so gewendet, daß der Unterarm nach vorn und medial schwingt. Bei der Rückwärtsbewegung wird der Arm annähernd gestreckt gehalten und nach hinten und lateralwärts bewegt.

Verfolgt man während des Gehens das Verhalten des Gesamtschwerpunktes, dann ergeben sich Höhenschwankungen von etwa 4 *cm*. Es fällt seine höchste Lage etwa auf jene Phase des Gehens, in der das Stützbein senkrecht steht. Die tiefste Lage wird etwa

in der Mitte des Schrittes erreicht. Die seitlichen Schwankungen umfassen etwa 1·5 *cm* nach jeder Seite. Sie sind in der Stützphase am größten. In dieser wird der Schwerpunkt nach der stützenden Seite verschoben.

Daß beim Gehen Arbeit geleistet wird, ist selbstverständlich. Wir haben die Abhängigkeit ihrer Größe von äußeren Umständen seinerzeit kennengelernt, als wir vom Einfluß des Gehens auf den Gas-[1]) und Energiewechsel[2]) im allgemeinen berichteten und im besonderen des Einflusses der Neigung der zu begehenden Bahn auf die Arbeitsleistung gedachten. Schon der Umstand, daß der Körper beim Gehen gehoben werden muß, bedingt einen beträchtlichen Energieaufwand. Nehmen wir an, daß eine 70 *kg* schwere Person die Schwerpunktslage ihres Körpers um 0·04 *m* verschiebt, dann bedeutet das eine Arbeitsleistung von 2·8 *kgm*. Für 1000 Schritte berechnen sich daraus 2800 *kgm* Arbeit = rund 26 Kalorien (bei einem Wirkungsgrad von 25%). Die den Körper vorwärtstreibende Kraft entstammt der Muskeltätigkeit der Beine. Sie kann nur dadurch in der erforderlichen Weise wirksam werden, daß sie rückwirkend genau die gleiche Kraft gegen den Widerstand des Bodens ausübt[3]). Wir können den Druck, den der Fuß in den einzelnen Phasen der Funktion des Stützbeines auf den Boden ausübt, messen und uns so ein Bild über die Druckentfaltung während des Gehens machen. Es kommen dabei Druckeinwirkungen des Fußes auf den Boden in drei Richtungen in Betracht, und zwar vorwärts bzw. rückwärts, senkrecht und seitwärts. In dem Augenblicke, in dem der Fuß mit seiner ganzen Sohle auf dem Boden aufsitzt, und das Stützbein noch nicht ganz senkrecht steht, während das andere Bein bereits schwingt, ist der Druck auf den Boden infolge der Aufwärtsbewegung des Schwerpunktes bedeutend größer, als das Gewicht des Körpers beträgt. Im Gegensatz dazu ist der beim Beginn des Stemmens ausgeübte senkrechte Druck nicht einmal halb so groß wie das Körpergewicht. Während der Stemmperiode ist der Druck in der Gangrichtung nach rückwärts gerichtet. Er erreicht sein Maximum in dem Moment, in dem der Fuß der anderen Seite auf den Boden aufgesetzt wird. Unmittelbar danach wird der Druck dann negativ, und zwar deshalb, weil das nach vorn aufgesetzte Bein rückwärts gegen den Rumpf drückt. Es gibt somit zwei Maxima der vor- bzw. rückwärtstreibenden Kraft. Sie lassen sich leicht erkennen, wenn man auf einer glatten Fläche geht. Der stemmende Fuß droht dabei nach hinten und der eben auf den Boden aufgesetzte nach vorne auszugleiten. Was nun den beim Gehen stattfindenden seitlichen Druck der Füße auf die Unterlage anbetrifft, so ist dieser geringfügig. Er ist während der Periode des Schwingens nach der entgegengesetzten Seite gerichtet.

Wir haben schon S. 417 hervorgehoben, daß die Zeit, während der beide Füße den Boden gleichzeitig berühren, willkürlich verändert

---

[1]) Physiologische Chemie II, 508 ff. — [2]) Physiologische Chemie II, 552 ff. — [3]) Wir folgen der Darstellung von *R. du Bois-Reymond*, dem wir auf diesem Forschungsgebiete viele wichtige Befunde verdanken. Vgl. im Lehrbuch der Physiologie (herausgegeben von *W. Trendelenburg* u. *Loewy*). S. 732 ff. l. c. Zitat [1]), S. 417.

werden kann. Beim Schnellschritt wird sie auf ein Minimum herabgedrückt. Wird das Stützbein vom Boden abgehoben, bevor das Schwingbein ihn erreicht hat, dann kommt eine Vorwärtsbewegung des Körpers zustande, die wir L a u f e n nennen. Es berührt bei ihm immer nur ein Fuß den Boden und bei der Übertragung der Körperlast von einem Bein auf das andere ist, wie aus Abb. 158 ersichtlich, eine Zeitlang kein Fuß mit ihm in Berührung. Es schwebt der ganze Körper frei in der Luft. Die Bewegungsform ist beim Laufen eine ganz andere als beim Gehen. Das aktive Bein schleudert den Körper, indem es sich aus einer gegenüber dem Gehen stärker gebeugten Stellung mit großer Kraft streckt, in die Höhe. Die Schrittlänge ist beim Laufen größer als beim Gehen, die Schrittdauer dagegen kürzer. Während beim sehr schnellen Laufen nur die Zehenballen den Boden berühren, werden beim gewöhnlichen Laufakt die Fußsohlen ganz aufgesetzt.

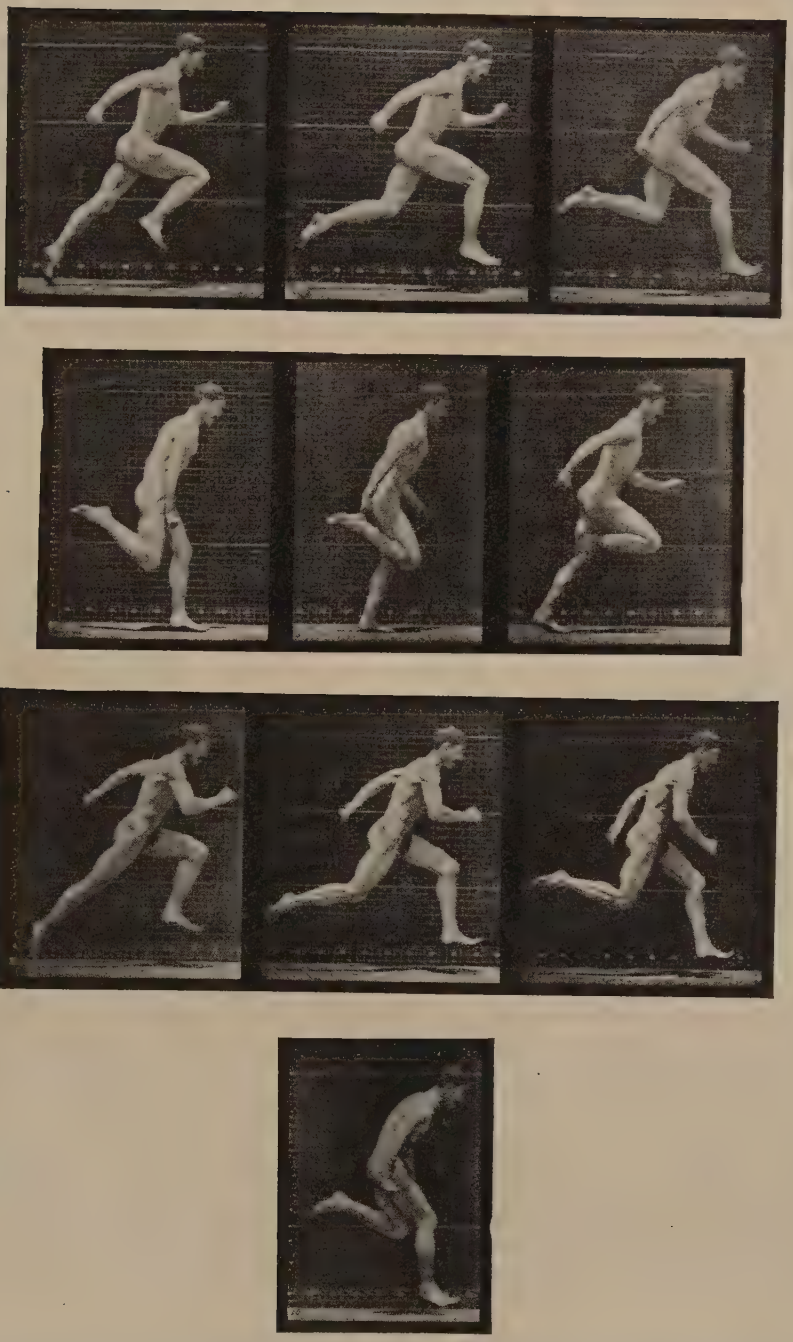
Außer dem Gehen und Laufen gibt es nun noch andere Arten der Fortbewegung des Körpers. So kann z. B. dem Körper durch eine kräftige Streckung der vorher gebeugten Beine eine Beschleunigung nach oben erteilt werden. Wir sprechen in diesem Falle von S p r i n g e n[1]). Der Sprung kann aus dem Stande oder nach vorherigem Anlauf vorgenommen werden. In der Regel handelt es sich beim Springen nicht nur um eine Emporhebung des Körpers, vielmehr wird zugleich eine Vorwärtsbewegung angestrebt. Dementsprechend ist beim Sprunge der Körper vorwärts geneigt. Vgl. hierzu Abb. 159[2]), S. 422. Diese Neigung muß dann beim Auftreffen der Füße auf dem Boden wieder durch eine Rückwärtsbewegung des Rumpfes ausgeglichen werden. Es führt dabei der Körper eine Drehung um seine Querachse aus[3]). Der vorwärts geneigten Absprungstellung entspricht die rückwärts geneigte Auffangestellung. Bei der Ausführung der dazu erforderlichen Drehung wirken hauptsächlich die Arme mit. Die Beurteilung der Höhe, die von der springenden Person überwunden wird, hängt ganz davon ab, ob es sich um den praktisch erreichten Erfolg handelt, oder aber um das theoretisch wichtige Problem, wie hoch die Schwerpunktlage von einer gegebenen Körperstellung aus frei schwebend über die Unterlage empor geführt werden kann. Im ersteren Falle handelt es sich nur darum, daß z. B. ein bestimmtes Hindernis überwunden wird. Es kann eine Person ihren Schwerpunkt beträchtlich höher über den Boden emporführen und dennoch vom praktischen Gesichtspunkt bzw. vom sportlichen Standpunkt aus hinter einer anderen zurückstehen, die in dieser Hinsicht nicht dasselbe leistet, dafür aber ihre Beine ausreichend hoch zieht oder gar den ganzen Körper in mehr wagrechter Lage über das Hindernis hinwegführt. Die zuerst genannte Person scheitert, weil ihre Beine dieses streifen!

Schließlich interessiert uns noch das S c h w i m m e n. Es kommen dabei zwei Momente in Betracht. Einmal handelt es sich darum, den Körper im Wasser in einer Stellung schwebend zu erhalten, bei der die Atmung gewährleistet ist, und dann kommt noch die Schwimmbewegung

---

[1]) Vgl. hierzu *R. du Bois-Reymond*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 262 (1905); 329 (1905). — [2]) Entnommen: *E. J. Marey*: Le Mouvement. 133. G. Masson, Paris 1894. — [3]) *E. Kohlrausch*: Physik des Turnens. Hof 1887.

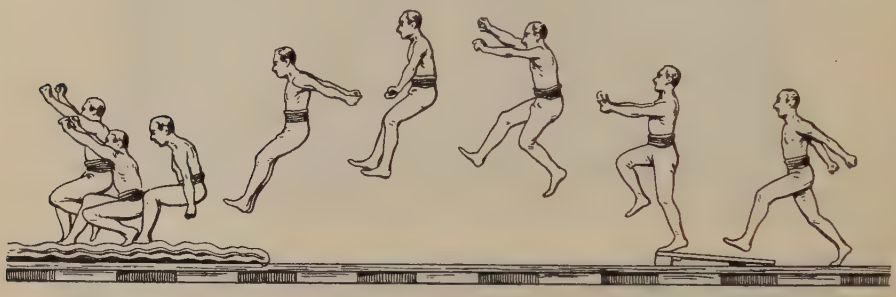
Abb. 158.



Reihenbild eines laufenden Mannes, aufgenommen von *Muybridge*. Die Striche des Netzes auf dem Hintergrund haben einen Abstand von 5 *cm*. Die Aufnahmen folgen sich in einem Zeitabstande von 0·039 Sekunden. Laufgeschwindigkeit 7—8 *m*.

hinzu, die es ermöglicht, jenen von der eingenommenen Stelle fortzubewegen[1]). Für das Schwimmen des Körpers ist sein spezifisches Gewicht von der größten Bedeutung. Es beträgt im Mittel bei Männern 1035. Es kann jedoch durch den mehr oder weniger großen Gehalt der Lunge an Luft ganz wesentlich beeinflußt werden. Bei maximaler Inspiration sinkt es bis auf 990. Wird der Luftgehalt der Lungen entsprechend reguliert, dann kann der Mensch ohne weitere Maßnahmen auf dem Rücken schwimmen und dabei das Gesicht über Wasser halten. Soll der Kopf über das Wasser hinausgehalten werden, dann muß der Auftrieb des Körpers durch Bewegungen verstärkt werden. Die Art der Schwimmbewegungen ist bekanntlich mannigfaltig. Es können Bewegungen ausgeführt werden, die von oben nach unten gerichtet sind und den Körper direkt hochtreiben (Wassertreten), oder es wird beim

Abb. 159.



Reihenbild eines einen Weitsprung ausführenden Mannes.

Vorwärtstreiben des schräg aufwärts gerichteten Körpers zugleich durch eine entsprechende Bewegungseinstellung eine ihn hebende Wirkung erzielt.

Alle Vorgänge, die in Beziehung zu irgendwelchen Stellungsveränderungen des Organismus unter Muskelwirkung stehen, fesseln unser Interesse in mannigfaltiger Art. Einmal möchten wir in jedem Einzelfalle Gewißheit darüber haben, wie sich die einzelnen, miteinander beweglich verbundenen Anteile des Organismus zueinander verhalten, was für Muskelwirkungen dabei in Frage kommen, in welchem Umfange energetische Prozesse beansprucht werden u. s. w. Ferner interessiert es uns, zu erfahren, wie alle jene Vorgänge, die das Gehen u. s. w. beherrschen, geleitet werden. Die Erfahrung zeigt uns, worauf wir übrigens schon wiederholt hingewiesen haben, daß wir gehen und auch laufen können, ohne daß unsere Aufmerksamkeit dadurch festgelegt wird. Sind die in Frage kommenden Bewegungsvorgänge einmal mit Willen in Gang gebracht, dann vollziehen sie sich ohne Beanspruchung einer fort-

[1]) Vgl. hierzu *Ernst Brücke*: Vorlesungen über Physiologie. 4. Aufl. **1**. 546. Wilhelm Braumüller, Wien 1885. — *R. du Bois-Reymond*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 329 (1905).

laufenden bewußten Kontrolle. Es sind ungezählte Reflexvorgänge, an denen die gleichen Sinnesorgane teilnehmen, die wir S. 413 als an der Regulation des Stehens beteiligt geschildert haben, die unausgesetzt jeden einzelnen Bewegungsvorgang leiten. Wir erinnern uns der seinerzeit (vgl. S. 44 ff.) eingehend besprochenen extrapyramidalen Organisationen, die mittels ihrer afferenten und efferenten Bahnen die einzelnen Bewegungsmechanismen beherrschen[1]). Es sind vor allem zwei kinetische Systeme, die bei Bewegungsvorgängen mitwirken, nämlich ein paläokinetisches und ein neokinetisches. Das erstere hat seine Hauptumschaltestelle im Corpus striatum. Ferner sind Beziehungen zur Regio subthalamica vorhanden. Die afferenten Bahnen verlaufen im extrapyramidalen System. Automatische und assoziierte Bewegungen werden vom genannten System aus geleitet. Das neokinetische System besitzt seine Umschaltestellen vom sensiblen zum motorischen Gebiet in der motorischen Großhirnrindenregion. Die zentrifugalen Erregungen werden in der Pyramidenbahn den zugehörigen motorischen Vorderhornzellen zugeleitet. Dieses System beherrscht die isolierten synergischen Bewegungen. Von ihm aus werden zahlreiche Bewegungsvorgänge eingeleitet, die dann von dem paläokinetischen System fortgeführt werden. Weiterhin wirken Systeme mit, die in Beziehung zum Kleinhirn stehen. Auch hier haben wir zwei verschiedene Systeme zu unterscheiden, nämlich ein paläostatisches und ein neostatisches. Das erstere hat seine Umschaltestelle im Wurmgebiet und seine Leitungsbahn nach der Peripherie im Pedunculus cerebelli superior nach dem großzelligen Anteil des Nucleus ruber, von dem aus dann die rubro-spinalen Fasern die Beziehungen zu den zugehörigen motorischen Vorderhornzellen aufnehmen. Das neostatische System wird von den Kleinhirnhemisphären und dem Nucleus dentatus dargestellt. Die periphere Bahn verläuft auch im genannten Pedunculus und nimmt Beziehungen zum kleinzelligen Anteil des Nucleus ruber auf. Anschließend verlaufen dann Erregungsvorgänge im Tractus rubro-spinalis weiter. Das paläostatische System regelt automatische und assoziierte und das neostatische isolierte synergische Haltungen. Paläokinetisches und paläostatisches System arbeiten, bestimmte Bewegungsvorgänge fördernd und auch hemmend, zusammen.

Wir werden ein volles Verständnis für die Bedeutung zahlreicher Reflexvorgänge für Stehen, Gehen u. s. w. erst erhalten, wenn wir diese kennengelernt haben. Wir werden Einblick in mannigfache Selbstregulationen erhalten und vor allem erfahren, daß von den einzelnen Muskeln aus im Anschluß an schon ganz minimale Dehnungen Erregungen zur Auslösung kommen, die auf ihren Spannungszustand von großem Einfluß sind und vor allem bei plötzlich einsetzenden Gleichgewichtsstörungen selbsttätig zu entsprechenden Gelenksfeststellungen führen. Es sind dies die sog. Eigenreflexe. Die ihnen zugehörigen Vorgänge vollziehen sich auf dem kürzesten Wege unter Vermittlung des Rückenmarks. Wir erkennen hieraus, daß bereits in diesem sich Geschehnisse

[1]) Vgl. hierzu *A. Tournay*: J. de psychol. **17**. 904 (1920). — Vgl. ferner über die Bedeutung der Reflexe beim Gehen: *C. S. Sherrington*: West London med. j. **25**. 97 (1920). — *T. G. Brown*: J. of neurol. a. psychopathol. **3**. 112 (1922).

ohne Mitbeteiligung höher gelegener Systeme vollziehen, die für das Stehen und für Bewegungsvorgänge von der allergrößten Bedeutung sind.

Es ist von großem Interesse, daß jedes einzelne Individuum eine Gangart besitzt, die ihm zur Gewohnheit geworden ist. Sie wird am längsten durchgehalten. Ist man genötigt, mit einer anderen Person, die rascher oder langsamer geht, Schritt zu halten, dann treten früher Ermüdungserscheinungen auf. Aber auch dann, wenn man bei einem längeren Marsche ein bestimmtes gleichmäßiges Tempo eingeschlagen hat, und es durchhält, ist die Ermüdbarkeit eine geringere, als wenn man abwechselnd bald rasch, bald langsamer geht, bald kurze, bald längere Schritte ausführt. Je mehr das Gehen unsere Aufmerksamkeit beansprucht — unübersichtliches, schwieriges Gelände u. s. w. —, um so früher ermüden wir. Je mehr das Gehen eine durch Reflexvorgänge geregelte Funktion darstellt, um so ausdauernder kann es unterhalten werden.

Die Beobachtung, daß ein Bewegungsvorgang, der zur Gewohnheit geworden ist, ablaufen kann, ohne daß Systeme der Großhirnrinde eingreifen, und seine Durchführung, wie Stoffwechselversuche belehren[1]), mit größter Ökonomie unter Aufwand möglichst geringer Energiemengen erfolgt, fesselt unser Interesse ganz besonders. Sie steht nicht vereinzelt da, können wir doch fortgesetzt feststellen, daß irgendeine etwas kompliziertere Arbeitsleistung mit der Zunahme der Übung mit immer mehr abnehmendem Energieaufwand abläuft und ferner mehr und mehr unter die Kontrolle von Reflexvorgängen gestellt wird. Es ist nur nötig, die Erinnerung an bestimmte Erfahrungen wachzurufen, um sofort Beispiele für das eben Dargelegte vor Augen zu haben. Wir erlernen das Schreiben mit der Schreibmaschine. Wir suchen die Buchstaben, überlegen uns, welche Taste wir bei großen Buchstaben herunterzudrücken haben u. s. w. Wir machen unnötige Bewegungen, verlieren viel Zeit, schlagen die Tasten ungleichmäßig und zunächst zumeist zu stark herunter u. s. w. Nach einiger Zeit bedienen wir uns der Schreibmaschine „automatisch". Wir schreiben sehr rasch und sind dabei außerstande, die Lage der einzelnen Buchstaben bzw. der zugehörigen Tasten wiederzugeben. Sobald wir mit Bewußtsein eine bestimmte Taste benutzen wollen, müssen wir sie suchen. Die Bedeutung der Übung tritt auch bei einfacheren Arbeitsvorgängen klar zutage. Sollen wir zum erstenmal ein Rad mittels einer Kurbel in bestimmter Richtung drehen, dann suchen wir im Laufe der Arbeit die günstigste Stellung und Haltung des Körpers zur Kurbel. Bedarf ihr Drehen größerer Kraftanstrengung, dann holen wir tief Atem, schließen dann die Stimmritze und verschaffen dadurch den Armen eine feste Stütze. Wir beißen die

[1]) Vgl. hierzu *A. Durig*: Körper und Arbeit im Handbuch der Arbeitsphysiologie (herausgegeben von *Edgar Atzler*). 308 ff. Georg Thieme, Leipzig 1927; vgl. insbesondere *Pflügers* Archiv. **113.** 213 (1906). — *A. F. Hellsten*: Skand. Arch. f. Physiol. **22.** 1 (1909). — *Palmén*: Skand. Arch. f. Physiol. **24.** 168 (1911). — *H. Feder*. Ebenda. **27.** 315 (1912). — *G. v. Gerten*: Skand. Arch. f. Physiol. **28.** 13 (1913). — *F. A. Bainbridge*: The physiology of muscular exercise. Longmans, Green u. Co., London 1919. — *H. Magne*: Physiologie du travail. Paris 1922. — *Wilhelm Ewig*: Z. f. d. ges. exper. Medizin. **51.** 874 (1926). — *H. Herxheimer, E. Wissing* u. *E. Wolff*: Ebenda. **51.** 916 (1926). — Vgl. auch Physiologische Chemie II, 511, 547.

Zähne aufeinander und verziehen unter Umständen das Gesicht. Ferner ist zunächst das ganze Kurbeldrehen ungleichmäßig, stockend. Nach einiger Zeit haben wir die günstigste Stellung zur Kurbel erkannt. Wir drehen sie gleichmäßig und ohne dem ganzen Vorgang noch besondere Aufmerksamkeit zuzuwenden. Besonders eindringlich erkennen wir den Einfluß der Übung und der dadurch zur Ausbildung gelangten, in feinster Weise aufeinander eingestellten assoziierten Bewegungen, wenn wir die Bogenführung eines Geigenspielers verfolgen. Wie außerordentlich fein abgestuft müssen hierbei die ausgesandten Impulse sein! Selbst bei diesen so unendlich fein geregelten Bewegungsvorgängen vermag der Geiger seine Aufmerksamkeit von der Technik des Spieles hinwegzuwenden und sein Instrument zum Vermittler seiner Gefühle zu machen.

Wie sehr die Leistung von Muskeln von zahlreichen Bedingungen abhängig ist, geht auch aus folgender Beobachtung hervor. Es wurde mittels eines Handdynamographen die Arbeit von Handmuskeln im Sitzen und dann bei gleichzeitiger Innervation anderer Muskeln geprüft[1]). Die folgende Übersicht über die erhaltenen Ergebnisse zeigt, in welch überraschender Weise sich der Einfluß der Betätigung weiterer Muskelgruppen bemerkbar macht:

	Ausgeübter Druck	Zunahme		Ausgeübter Druck	Zunahme
Sitzen . . .	etwa 3200 *cm* Hg		Laufen . . .	etwa 5500 *cm* Hg	72%
Stehen . . .	„ 3500 „ „	9%	Laufen mit		
Gehen . . .	„ 3900 „ „	21%	Knieheben	„ 5900 „ „	85%
Klettern . .	„ 5200 „ „	61%			

Es spielt bei der Steigerung der Leistungsfähigkeit durch Übung nicht nur der Umstand eine Rolle, daß mehr und mehr unnötige Bewegungen ausgeschaltet werden, vielmehr kommen noch andere Momente hinzu. Zunächst können solche rein psychischer Natur in Betracht kommen. Es besteht z. B. ein gewisser innerer Widerstand gegen eine bestimmte Betätigung. Sie wird vielleicht als zu schwierig empfunden. Es besteht eine Scheu vor ihrer Durchführung oder die Empfindung, daß sie doch nicht vollwertig zu vollbringen ist. Ist das Vertrauen durch gute Leistungen geweckt, dann erwacht die Freude an der Arbeit. Auch der Rhythmus, in dem eine bestimmte Arbeit vollzogen wird und vor allem die zweckmäßigste Einschaltung von Erholungspausen[2]) spielen bei der Größe der Arbeitsleistung eine große Rolle. Es kommt ferner hinzu, daß das Muskelgewebe bei seiner Tätigkeit nicht wie eine Maschine abgenutzt wird, vielmehr bedingt jene lebhaftere Stoffwechselvorgänge. Es stehen ohne Zweifel Abbau- und Aufbauvorgänge in innigster Beziehung zueinander. Sind die ersteren gesteigert, dann sind es auch die letzteren. Die reichere Durchblutung des tätigen Muskelgewebes schafft die Möglichkeit der Unterhaltung der Abbau- und auch der Aufbauvorgänge. Wir bemerken, daß Übungen bestimmter Art zu einer stärkeren Entwicklung der Muskulatur führen. Es kommt dabei ganz darauf an, in welcher Art und Weise der Muskel beansprucht wird. Kraftübungen von kurzer

[1]) *D. Rancken:* Skand. A. f. Physiol. **41**. 162 (1921). — [2]) Es gilt dies auch für geistige Arbeit. Vgl. *Otto Graf:* Psychol. Arbeiten. **7**. 548 (1922).

Dauer führen zu einer starken Entwicklung der Muskulatur. Dauerübungen, bei denen von der beanspruchten Muskulatur nicht besonders hohe Leistungen, sondern nur mittlere, dafür aber solche von längerer Dauer verlangt werden, bewirken einen mittleren Grad der Entwicklung der Muskulatur, ja man kann die sehr stark entwickelte Muskulatur eines Schwerathleten durch Dauerübungen mit mittlerer Beanspruchung der in Frage kommenden Muskeln zu einem geringeren Umfang zurückführen. Man kann schließlich auch auf Schnelligkeit „trainieren“[1]).

Eine große Rolle spielt bei Arbeitsleistungen die Ermüdbarkeit. Sie hängt von vielen Momenten ab. Es sind Einflüsse konstitutioneller Art zu berücksichtigen. Es kommt ferner auf den ganzen Zustand des Individuums an. Es kann die Erholung von einer vorausgegangenen Arbeitsleistung eine nur unvollkommene sein. Eine wichtige Rolle spielen auch Inkretionsorgane bestimmter Art. So wissen wir, daß die Leistungsfähigkeit der Muskulatur von der Funktion der Nebennieren[2]), der Thymus[3]) und der Geschlechtsdrüsen (Hoden) abhängig ist. Ist diese gestört, dann tritt frühzeitig Ermüdung ein. Es ist von größtem Interesse, daß bei der Übung der Eintritt der Ermüdung dadurch mehr und mehr hinausgeschoben wird, daß die Geschwindigkeit der Beseitigung der bei der Muskeltätigkeit sich bildenden Milchsäure zunimmt[4]). Es wird die Sauerstoffausnutzung im Laufe der Übung verbessert, und zwar in dem Sinne, daß das Muskelgewebe die genannte Säure bei geringem Sauerstoffangebot in ausreichendem, ja sogar in gesteigertem Maße zu beseitigen vermag. Es wird ferner im Übungszustand der Vorgang der Kohlensäureausscheidung gesteigert.

Wir erkennen aus den gegebenen Darlegungen, von wie vielen Momenten eine bestimmte Arbeitsleistung abhängig ist. Es ist ohne weiteres einleuchtend, von wie großer Bedeutung eine genaue Kenntnis der für die Durchführung bestimmter Arbeitsweisen besten Bedingungen für das praktische Leben ist[5]). Neben eine Physiologie der Arbeit ist eine Psychologie getreten. Es entwickelt sich zur Zeit vor unseren Augen ein außerordentlich wichtiges Forschungsgebiet von allergrößter Tragweite. Es reifen Früchte heran, die sorgsame Einzelarbeit des Laboratoriums zur Entwicklung gebracht hat. Es zeigt sich jedoch hier, wie so oft, bei der Übertragung von Erfahrungen, die unter ganz bestimmten Bedingungen gemacht worden sind, auf die so außerordentlich viel mannigfaltigeren Verhältnisse, wie sie der gesamte Organismus darbietet, daß Verallgemeinerungen von Einzelbeobach-

---

[1]) Vgl. über Beziehungen zwischen Nahrungsaufwand und körperlichen Leistungen: *Max Rubner*: Sitzungsber. d. preuss. Akad. d. Wissensch. XXVII. 384 (1926). — [2]) Physiologie I, 215. — [3]) Vgl. hierzu Physiologie I, 254ff. — Vgl. ferner *K. Hirase: Pflügers* Archiv. **212**. 582 (1926). — [4]) Vgl. hierzu *Ernst Simonson* und *Otto Riesser: Pflügers* Archiv. **216** (1927). — *Ernst Simonson:* Ebenda. **216** (1927). — Vgl. auch *Ernst Simonson: Pflügers* Archiv. **214**. 380, 403 (1926). — [5]) Vgl. hierzu u. a. *O. Zoth: Pflügers* Archiv. **76**. 319 (1899). — *A. Durig:* Denkschrift d. math.-naturw. Kl. d. k. Akad. d. Wissensch., Wien 1909. — *E. Atzler, R. Herbst* und *G. Lehmann:* Biochem. Z. **143**. 38 (1923). — *F. Full* und *G. Lehmann: Pflügers* Archiv. **201**. 615 (1923). — *Edg. Atzler, R. Herbst, G. Lehmann* und *E. Müller: Pflügers* Archiv. **208**. 184 (1925). — *E. Atzler* und *R. Herbst: Pflügers* Archiv. **215**. 291 (1926). — *G. Lehmann: Pflügers* Archiv. **215**. 329 (1926).

tungen unsere Erkenntnis nur hemmen. Es bedarf vielmehr jede einzelne Art der Arbeitsleistung eines besonderen Studiums. Wir stoßen mit dem Hinweis auf das so wichtige Gebiet der Arbeitsphysiologie und -psychologie auf die bedeutungsvollen Vorarbeiten von *Frederick Winslow Taylor*[1]), deren wir schon S. 331 gedacht haben.

Ein weiteres Gebiet, das reiche Früchte verspricht, stellt die Erforschung der Beziehung der Faserungsstruktur zur Arbeitsleistung der einzelnen Muskeln dar. Es interessiert uns insbesondere, das Verhalten der gefiederten Muskeln in dieser Hinsicht kennenzulernen[2]). Leider fehlen zur Zeit noch Untersuchungen an Säugetiermuskeln. Bei Froschmuskeln wurde gefunden, daß die Hubhöhe der gefiederten Muskeln von der Länge der schrägen Muskelbündel abhängt. Je länger diese sind, um so größer kann die Verkürzung des Muskels sein. Weiterhin sind die Winkel, welche die Muskelfasern an der zentralen Sehne bilden, von Bedeutung[3]). Von großem Interesse ist ferner die Feststellung der für jede Länge des Muskels bei maximaler Innervation möglichen Kraftentwicklung (vgl. hierzu auch das S. 287 Mitgeteilte). Man erhält, indem man die einzelnen Werte zusammenstellt, Kurven, die Kraftkurven genannt worden sind[4]). Ohne Zweifel ist die Faserungsstruktur von Einfluß auf ihren Verlauf. Es ergibt sich aus ihm, daß die Kraft des willkürlich innervierten Muskels mit zunehmender Verkürzung abnimmt — eine Feststellung, der wir schon S. 302 begegnet sind, und die zunächst am künstlich gereizten Muskel erhoben worden ist. Wir erkennen hieraus, daß die Stellung des Gelenkes für die Arbeitsleistung des Muskels von großer Bedeutung ist. Bemerkenswert ist, daß die Kraft, die unsere Muskeln bei maximaler willkürlicher Innervation aufzubringen imstande sind, geringer ist als die bei passiver Inanspruchnahme verfügbare[5]). So ist die Emporhebung des Schwerpunktes um einen Meter beim Springen schon als eine sehr große Leistung einzuschätzen. Es ist das bei einer Person von 70 *kg* Körpergewicht eine Leistung von 70 *kgm* lebendiger Kraft. Springt sie z. B. 3—4 *m* in die Tiefe, dann ist sie imstande, das Körpergewicht aufzufangen. Hierbei ist eine lebendige Kraft von 210—280 *kgm* zu verrichten. Wird ein durch willkürliche Innervation maximal angespannter Muskel passiv gedehnt, dann steigt seine Spannung. Die Spannungszunahme fällt bei verschiedenen Individuen verschieden groß aus; ferner ist sie bei ein und derselben Person von den vorhandenen Bedingungen abhängig. Sie verschwindet sofort, wenn die willkürliche Innervation nachläßt. Wie außerordentlich kompliziert die Verhältnisse bei der Kraftentfaltung der Muskeln liegen, und wie sorgfältig man von Fall zu Fall die Be-

---

[1]) *F. W. Taylor:* Die Grundsätze wissenschaftlicher Betriebsführung (übersetzt von *Rud. Roesler*). R. Oldenburg. München-Berlin 1922. — Vgl. auch *A. Wallich:* Taylorsystem und Achtstundentag. Verlag Organisator, A. G., Zürich 1925. — *J. Amar:* Organisation du travail. Paris 1916. — *Edgar Atzler* in Handbuch der Arbeitsphysiologie (herausgegeben von *E. Atzler*). 409. G. Thieme, Leipzig 1927. — [2]) Vgl. S. 222, dort ist auch auf die Literatur hingewiesen. — [3]) Vgl. hierzu *J. Beritoff: Pflügers* Archiv. **209**. 763 (1925). — [4]) *F. Franke: Pflügers* Archiv. **184**. 303 (1920). — Vgl. auch *J. H. O. Reijs: Pflügers* Archiv. **191**. 234 (1921); J. of physiol. **60**. 95 (1925). — [5]) *Albrecht Bethe:* Ergebnisse der Physiologie (herausgegeben von *Asher-Spiro*). **24**. 71 (1925). — Vgl. auch *Dora Hanf* und *Hans Bethe: Pflügers* Archiv. **212**. 403 (1926).

dingungen berücksichtigen muß, unter denen ein Muskel seine Tätigkeit beginnt und durchführt, geht z. B. aus der Beobachtung hervor, daß die Kraft der am Ellbogengelenk angreifenden Beuger bei horizontal gestelltem Oberarm größer ist, als wenn er senkrecht nach unten gehalten wird. Ferner ist die Kraft des Oberarmzuges größer, wenn er mit der Hand ausgeübt wird, als wenn der Zug vom Ellbogengelenk aus zur Wirkung kommt[1]).

Wir erkennen bei der Betrachtung der Richtung, welche die Forschung auf dem Gebiete der Physiologie der Muskeln mehr und mehr eingeschlagen hat, in besonders eindrucksvoller Weise, wie tiefgehend Fortschritte in der Erkenntnis von Funktionen unseres Organismus in die Gestaltung unseres ganzen Daseins eingreifen können. Unsere Skelettmuskulatur wird in immer mannigfaltigerer Weise in den Dienst von Arbeitsleistungen gestellt, die in irgendeiner Form direkt oder indirekt in unsere ganze Existenz eingreifen. Sie zu steigern und zugleich dem sein Einkommen mittels seiner Muskeltätigkeit erwerbenden Individuum sein Dasein so zu gestalten, daß es großer Leistungen fähig wird, ohne sich jedoch bei ihrer Durchführung zu erschöpfen, ist eine besonders hehre Aufgabe der Physiologie. Ihre erfolgreiche Inangriffnahme bedeutet einen ungleich größeren Fortschritt in der Lösung sozialer Probleme, als die Erringung rein formaler Forderungen unter dem Gesichtspunkt der der Natur zuwiderlaufenden Gleichstellung aller Individuen!

---

[1]) *Albrecht Bethe:* l. c. Zitat [5]), S. 427.

Vorlesung 17.

Die Skelettmuskulatur als Erfolgsorgan bei Reflexvorgängen.

Eigenreflexe. Die Entwicklung der Reflexe mit dem Fortschreiten des Ausbaues des Zentralnervensystems.

Wir sind im Laufe der Darstellung der Funktionen der einzelnen Organe unausgesetzt auf Geschehnisse gestoßen, die durch Reflexvorgänge geregelt werden. Wir besitzen in ihnen ein wohl alle Zellarten umfassendes, großartiges System von Selbstregelungen. Abgesehen von Reizen, die von außen her auf Sinneszellen einwirken und Anlaß zur Auslösung von Reflexen geben, haben wir überall da, wo besondere Funktionen sich vollziehen, Prozesse vor uns, die zu Erregungen führen können, denen dann ein entsprechender, auf einer zugehörigen efferenten Bahn zugeleiteter Impuls folgt. Es ist sicherlich nicht nur das Muskelgewebe, in dem fortlaufend propriozeptive Reize zur Ausbildung gelangen, vielmehr dürfte das gleiche für alle Zellarten zutreffen. Auch innerhalb des Nervengewebes sind gewiß propriozeptive Reize wirksam, d. h. es kommt zur Ausbildung von Zuständen, die zu Erregungen führen, die sich angeschlossenen Bahnen und Zentren mitteilen. Wenn wir die einzelnen Systeme, die bei der Übermittlung von Reizen in Frage kommen, nebst ihren zentralen Anteilen in schematischer Weise in Gestalt von in sich abgeschlossenen Neuronen dargestellt haben, dann geschah das nur, um das einzelne Geschehen möglichst anschaulich zu machen. In Wirklichkeit verlaufen Erregungen, die von Sinneszellen ausgehen, gewiß nicht so scharf abgegrenzt in einer Einzelbahn weiter, wie wir das aus dem genannten Grunde geschildert haben. Wohl bleibt die Erregung auf jene Nervenbahn beschränkt, die sich an die erregte Sinneszelle anschließt, dagegen kommt es zentral ohne Zweifel zu mannigfaltigen Auswirkungen auf andere Systeme. Sie brauchen durchaus nicht in jedem Falle zu einem äußerlich bemerkbaren Erfolg zu führen. In sehr vielen Fällen ist das Ergebnis mit einer Bereitschaftsstellung irgendwelcher Zellarten zur Ausübung bestimmter Funktionen erschöpft. Werden diese in bestimmter Weise beansprucht, dann kann die in Frage kommende Funktion sofort erfolgen. Kommt es nicht dazu, dann stellt sich die Ausgangslage automatisch wieder her. Der Umstand, daß auf bestimmte Veränderungen der Stellung von Anteilen des Körpers zueinander[1]), z. B., um nur einen Fall anzuführen, auf Neigung des Kopfes, sofort Beeinflussungen im Gebiete des Tonus eintreten, die weit entfernte Muskelgebiete

[1]) Vgl. hierzu Physiologie III, Vorlesung 24.

betreffen, verrät uns ohne weiteres, in welchem Ausmaße von bestimmten Stellen des Körpers ausgehende Erregungen sich auswirken können. Gleiche Beeinflussungen dürften auch Zellen betreffen, die mit der Bildung und Abgabe bestimmter Stoffe betraut sind, handle es sich nun um Inkretionen, Sekretionen oder Exkretionen.

Eine überragende Bedeutung kommt bei der Vermittlung von Reflexvorgängen, die durch Geschehnisse ausgelöst werden, die im Organismus ohne Einwirkung von äußeren Reizen ablaufen, dem sympathischen und parasympathischen Nervensystem zu. Fortwährend greifen von beiden Systemen aus fördernde und hemmende Einflüsse in zahlreiches Geschehen der verschiedensten Zellarten ein. Es gibt offenbar keine vom zerebralen und spinalen Nervensystem geleitete Funktionen, ohne daß es in irgendeiner Form zu einer Mitwirkung der genannten Gebiete des Nervensystems kommt, und zwar stehen höchstwahrscheinlich einerseits die Sinneszellen in ihrer Bereitschaftstellung unter ihrem Einfluß[1]) und andererseits, wie schon erwähnt, sämtliche übrigen Zellarten. Bewahrheitet es sich, was wir vermuten möchten, daß die Wiederherstellung der durch Reize aus ihrer Ruhegleichgewichtslage gebrachten Sinneszellen mit zu den Funktionen des Sympathikus und Parasympathikus gehört, womit zugleich die Bedingungen zur Auslösung neuer Erregungen gegeben sind, dann wären beide mit allen grundlegenden Funktionen des Organismus auf das engste verknüpft. Dabei wollen wir nicht versäumen, zu bemerken, daß es ohne Zweifel auch ohne Eingreifen von bestimmten Nervensystemen Selbstregulationen gibt, die von den Zellen selbst geleitet werden, d. h. ein Vorgang bedingt den anderen. Werden jedoch besondere Ansprüche gestellt, dann dürfte sich stets der Einfluß von Nervengebieten geltend machen. Vor allen Dingen ist der Zustand der Ermüdung, der zu einer Einstellung bestimmter Leistungen führt, viel öfter vom Nervensystem aus bedingt, als von jenen Zellarten, die in Tätigkeit waren. Es wird so eine Fortführung von Funktionen bis zur Erschöpfung vermieden. Es werden diese in einem Zustand der beteiligten Zellen abgebrochen, in dem die Wiederherstellung des Ausgangszustandes, von dem aus neue Leistungen möglich sind, noch rasch vollzogen werden kann. Wir haben bereits mehrfach hervorgehoben, daß es nach dem jetzigen Stande unseres Wissens nicht mehr angebracht ist, von einem vegetativen Nervensystem zu sprechen. Die Bedeutung des Sympathikus und Parasympathikus geht weit über die Beeinflussung von Funktionen von sog. Eingeweideorganen hinaus. Gestreift sei noch der Umstand, daß ungezählte im Organismus entstehende Erregungen, seien sie nun durch äußere oder innere Vorgänge bedingt, fortwährend Einfluß auf unser Gefühlsleben — unsere Stimmung — ausüben. Auch hierbei kommt ohne Zweifel den genannten Nervensystemen eine überragend große Bedeutung zu. Wir müssen auf der einen Seite das gesamte Nervensystem mit allen angeschlossenen Zell- und Gewebsarten als funktionelle Einheiten auffassen und unseren Blick immer wieder von den Einzelfunktionen hinweg auf umfassenderes Geschehen im Organismus streifen lassen und uns auf

[1]) Vgl. hierzu *W. R. Hess* u. *F. Lehmann: Pflügers* Archiv. **211**. 603 (1926).

der anderen bestreben, jede einzelne Funktion so scharf als nur möglich zu lokalisieren, d. h. sie aus dem Gesamtgeschehen im Organismus herauszuheben. Wir haben wiederholt betont, daß die Tätigkeit des Forschers eine zweifache ist. Einerseits analysiert er den einzelnen Vorgang. Je mehr es gelingt, ein bestimmtes Geschehen in Teilvorgänge aufzulösen, um so größer ist die Hoffnung, seine Abhängigkeit von bestimmten Bedingungen klarzulegen. Sie wird allerdings oft getäuscht, und es besteht kein Zweifel darüber, daß wir uns auf vielen Gebieten deshalb in unrichtigen Vorstellungen bewegen, weil Beobachtungen, die an Geschehen erhoben werden, das sich unter innerhalb der Zellen niemals zur Ausbildung kommenden Bedingungen vollzieht, verallgemeinert werden. Eine besonders große Gefahr bieten in dieser Hinsicht Modellversuche. Es wird vielfach ohne weiteres angenommen, daß, wenn z. B. unter dieser oder jener Bedingung sich eine bestimmte Funktion beeinflussen läßt, und nun diese z. B. Einfluß auf Eigenschaften von im kolloiden Zustand befindlichen Teilchen hat, nun auch innerhalb der Gewebe genau die gleichen Vorgänge maßgebend seien. Es wird übersehen, daß die Zelle über Selbstregulationen verfügt und Störungen in Gleichgewichten ausgleichen kann, was beim Modellversuch, bei dem gewöhnlich ein bestimmter Einfluß maßgebend ist und auch bleibt, nicht der Fall ist. Auch ist es unberechtigt, die im kolloiden Zustand befindlichen Teilchen ohne weiteres als eine Einheit mit durchgehends gleichen Eigenschaften aufzufassen. Schon der Umstand, daß jede Zellart eine für sie charakteristische Zusammensetzung an Ionen und sonstigen Inhaltsstoffen aufweist und uns bekannt ist, daß der kolloide Zustand von den vorhandenen Bedingungen abhängig ist, sollte uns vor der kritiklosen Übertragung von an Einzelversuchen erhobenen Befunden auf bestimmte Zellvorgänge bewahren. Wir übersehen sonst zu leicht die Mannigfaltigkeit des Zellgeschehens und behindern durch eine schematische Auffassung der Einzelvorgänge den freien Blick für ihre Besonderheiten.

Neben der Analyse hat der Forscher die Synthese zu vollziehen. Es ist aus den Beobachtungen an Einzelvorgängen das einer Gesamtfunktion zugrunde liegende Geschehen klarzulegen. Erst dann, wenn sich Einzelbefunde im Zusammenhang mit anderen Beobachtungen zu einer einheitlichen Auffassung bestimmter Geschehnisse verknüpfen lassen, haben diese ihren vollen Wert erreicht. Es ist leicht verständlich, daß die Synthese keinen größeren Grad an Sicherheit, der Wahrheit nahezukommen, hat, als den Einzelbeobachtungen zukommt! Daraus erhellt, wie groß die Verantwortlichkeit des einzelnen Forschers ist.

Wir haben nicht die Absicht, die bisher bekanntgewordenen Reflexe hier alle anzuführen[1]). Ihre Anzahl ist, wie sich aus der vorliegenden Darstellung ohne weiteres ergibt, unübersehbar groß. Wir würden, abgesehen von der Unmöglichkeit, sie alle einzeln zu betrachten, unausgesetzt auf Wiederholung von bereits Mitgeteiltem stoßen. Das, was uns noch darzustellen verbleibt, ist, sie von allgemeineren

[1]) Vgl. Literatur über die Geschichte der Erforschung von Reflexvorgängen bei *P. Graham Brown:* Ergebnisse der Physiol. (herausgegeben von *Asher-Spiro*). **13.** 290 (1913).

Gesichtspunkten aus zu betrachten und vor allem jenen Einwirkungen nachzugehen, die imstande sind, ihr Zustandekommen zu beeinflussen. Wir beginnen am besten mit jenen Reflexen, die sich von Sehnen und vom Periost aus auslösen lassen und die bisher unter der Bezeichnung Sehnen- und Periostreflexe bekannt waren[1]). *P. Hoffmann*[2]) gelang es, darzutun, daß diese scheinbar mannigfaltigen Reflexe — auch die „Knochen-[3]), Gelenk-, Faszien- und Muskelreflexe“[4]) gehören hierher — sich in Hinsicht auf ihre Auslösung von einem gemeinsamen Gesichtspunkte aus betrachten lassen. Es handelt sich nämlich bei diesen, vom genannten Forscher „Eigenreflexe“ genannten Reflexen um solche, die durch Zerrung des Muskels in seiner Längsrichtung[5]) ausgelöst werden. Diese kann nun von der zugehörigen Sehne — z. B. durch Schlag auf diese — oder vom Muskel selbst aus oder aber durch plötzliche Bewegungen im Gelenk oder auch vom Muskelnerven aus u. s. w. bewirkt werden. Schließlich lassen sich auch vom Knochen aus Erschütterungen auf den Muskel übertragen. Die Eigenreflexe stellen nach allen vorliegenden Erfahrungen insofern besonders einfache Vorgänge dar, als die Erregung von im Muskelgewebe befindlichen Sinnesorganen ausgeht. Sie wird von ihnen aus auf kürzestem Wege über die zugehörige sensible Bahn unter Übergang auf die entsprechenden Vorderhornzellen auf die motorische Bahn desselben Muskels, von dem der Reflex zur Auslösung gekommen ist, übertragen. Ein Übergreifen auf andere Muskeln findet nur insofern statt, als die zugehörigen Antagonisten miterregt werden. Es zeigt sich dies am Auftreten von Erregungsströmen[6]).

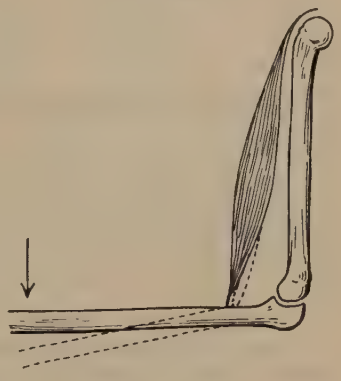
Es sei ferner hervorgehoben, daß die Augenmuskeln, das Zwerchfell und die mimische Gesichtsmuskulatur keinerlei Eigenreflexe aufweisen[7]). Alle diese Muskeln zeigen bei natürlicher Innervation einen sehr regelmäßigen Innervationsrhythmus, und zwar ist er für Zwerchfell und Augenmuskeln beim gleichen Tier und der gleichen Temperatur bei starker Innervation stets der gleiche, während bei jenen, die den Eigenreflexmechanismus besitzen, die verschiedensten Erregungsfrequenzen hervorgerufen werden können. Daran ist zu erkennen, daß die Tätigkeit dieser letzteren Muskelarten durch Reflexvorgänge tief und mannigfaltig beeinflußt wird. Der für die Eigenreflexe in Frage kommende Reflexbogen läßt sich dadurch abgrenzen, daß man ihn in allen seinen Anteilen in getrennten Versuchen unterbricht und feststellt, ob sie dann noch

[1]) Vgl. hierzu *M. Sternberg:* Die Sehnenreflexe. 1893. Franz Deuticke, Leipzig u. Wien. Hier sind die einzelnen Sehnenreflexe aufgeführt. — Entdeckt worden sind sie von *W. Erb:* Über Sehnenreflexe. Arch. f. Psychiatrie u. Nervenheilkde. **5**. 792 (1875). — *Westphal:* Arch. f. Psychiatrie u. Nervenheilkde. **5**. 803 (1875). — [2]) *Paul Hoffmann:* Zeitschr. f. Biol. **72**. 101 (1920); Untersuchungen über die Eigenreflexe (Sehnenreflexe) menschlicher Muskeln. J. Springer, Berlin 1922. — [3]) Die Bezeichnungen sind jeweilen nach dem Ort der Reizauslösung gewählt. — [4]) So ist z. B. der Bizepssehnenreflex mit dem Vorderarmperiostreflex identisch. Das gleiche gilt vom Achillessehnenreflex und dem durch Schlag auf die Fußsohle auslösbaren Reflex. Vgl. hierzu *W. Weigelt:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **71**. 178 (1921). — [5]) Vgl. hierzu auch *N. Dumpert* u. *K. Flick:* Z. f. Psychol. u. Neurol. **29**. 153 (1922). — [6]) *K. Wachholder* u. *H. Altenburger: Pflügers* Archiv. **203**. 620 (1924). — [7]) *P. Hoffmann:* Abstracts of communic. to the XIIth international physiol. congress, Stockholm. 78 (1926).

auslösbar sind. So hat man die Perzeptionsorgane (die Sinneszellen) mit Novokain ausgeschaltet, die vorderen und ferner die hinteren Wurzeln durchtrennt oder auch die periphere zentripetale bzw. zentrifugale Bahn unterbrochen und endlich das Rückenmark zerstört. In allen Fällen war die Auslösung des entsprechenden Eigenreflexes aufgehoben.

Wir wollen zunächst an Hand dieser einfachen Reflexe die wesentlichsten Erscheinungen, die mit solchen verknüpft sind, kennenlernen. Ob die Eigenreflexe die allereinfachsten Reflexvorgänge darstellen, die in unserem Organismus zur Durchführung kommen, wissen wir nicht. Es sind vor allem Reflexvorgänge, an deren Zustandekommen das sympathische Nervensystem beteiligt ist, die zur Vorstellung geführt haben, daß ein Übergang von Erregungen von einer sensiblen Bahn auf eine motorische erfolgen könne. ohne daß sie über Ganglienzellen geleitet werden. Es sollen von Ganglienzellen — in Frage kommen für derartige Reflexe in erster Linie solche, die sich in der Magendarmwand auswirken — ausgehende Nervenfasern sich gabelig teilen. An der Verzweigungsstelle soll dann die Erregung auf jenen Zweig übergehen, der ohne durch eine weitere Nervenzelle unterbrochen zu sein, mit Muskelfasern in Beziehung steht (vgl. hierzu das S. 128 über das doppelsinnige Leitungsvermögen der Nerven Mitgeteilte). *Langley*[1]), dem wir diese Vorstellung verdanken, nennt derartige Reflexe Axonreflexe. Ob ein solcher Mechanismus der Wirklichkeit entspricht, steht noch nicht fest. Der Umstand, daß an einen solchen gedacht wird, zeigt, wie außerordentlich schwierig es ist, die zahlreichen Reflexvorgänge, an deren Zustandekommen sympathische und parasympathische Anteile des Nervensystems beteiligt sind, und die insbesondere im Magendarmkanal eine wichtige Rolle spielen, in allen ihren Anteilen klar zu überblicken. Es fehlt zur Zeit die Möglichkeit, periphere sensible und motorische Ganglienzellen zu unterscheiden. Das erschwert begreiflicherweise die Klarstellung der in Frage kommenden Reflexbogen außerordentlich.

Abb. 160.



Die punktierte Linie zeigt die Lage des Vorderarms und des Muskels nach erfolgtem Schlag auf diesen.

Die Auslösung der Reflexe erfolgt durch einen Reizvorgang. Wir haben bereits hervorgehoben, daß beim Eigenreflex der adäquate Reiz durch eine plötzliche Zerrung des Muskels in seiner Längsrichtung gegeben ist. Es interessiert uns nun, zu erfahren, in welche Größenordnung der Schwellenreiz einzuordnen ist. Es hat sich herausgestellt, daß eine außerordenlich geringfügige Zerrung genügt, um den Reflexvorgang zum Ablauf zu bringen. Es sei das an einem Beispiel erörtert[2]). Es werde durch einen Schlag auf den Unterarm mittels

[1]) *Langley:* J. of physiol. **25.** 364 (1900). — [2]) Vgl. *Paul Hoffmann:* l. c. Zitat [2]), S. 432.

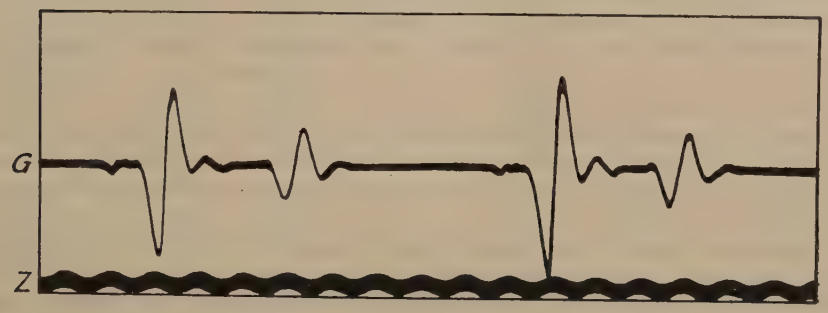
eines Hammers der Eigenreflex des M. biceps brachii (Vorderarmperiostreflex = Bizepssehnenreflex) ausgelöst. Vgl. hierzu Abb. 160[1]), S. 433. Dabei wird dieser am distalen Ende des Radius höchstens um einige Millimeter bewegt. Die Bewegung erfolgt im Ellbogengelenk. Nehmen wir an, daß der Abstand von dessen Drehpunkt bis zum Handgelenk 25 *cm* betrage und der Ansatz des Bizeps 5 *cm* vor ihm liege, dann vermindert sich die ausgelöste Bewegung, die für seine Zerrung in Betracht kommt, auf ein Fünftel, d. h. es ergibt sich eine Dehnung des genannten Muskels um etwa $^1/_5$ *mm*[2]). Auf den ersten Blick überrascht dieser Befund, bedenkt man jedoch, wie außerordentlich fein eingestellt jene Sinnesorgane sind, die über die im Muskelgewebe herrschende Spannung unterrichten[3]), dann wird ohne weiteres verständlich, weshalb die Schwelle so außerordentlich niedrig liegt. Festgestellt wird der Erfolg des Reizes am Eintreten einer Verdickung des Muskels, oder aber es wird die der Muskelkontraktion folgende Bewegung des in Frage kommenden Skelettanteils als Ausdruck des vollzogenen Reflexes betrachtet. Die letztere Methode ist die gewöhnliche. Die erstere wird gewählt, wenn es sich darum handelt, den Eintritt der Muskelreaktion möglichst scharf in zeitlicher Hinsicht zu erfassen. Noch genauer werden die Ergebnisse, wenn das Übergreifen des Erregungszustandes auf das Muskelgewebe mittels des Nachweises von Erregungsströmen sichergestellt wird.

Mit Hilfe der zuletzt genannten Methode ist die Frage beantwortet worden, wieviel Zeit verstreicht, bis auf einen ausgeübten Reiz ein Erfolg in jenem Muskel nachzuweisen ist, von dem die Erregung ausgeht. Man nennt diese Zeit Reflexzeit und hat im besonderen von einer „rohen" und einer „reinen" Reflexzeit gesprochen. Die erstere umfaßt die eben erwähnte Zeit, während die letztere vom Vorgang der Übertragung der Erregung im Rückenmark beansprucht wird. Kennen wir die rohe Reflexzeit, dann können wir die reine berechnen. Die erstere setzt sich aus der Leitungszeit in den in Frage kommenden peripheren Nerven, den beiden Latenzzeiten, nämlich: Latenzzeit der in Frage kommenden Sinneszellen und ferner des Muskels (Übertragung der Erregung vom motorischen Nerven auf das Muskelgewebe), und der reinen Reflexzeit zusammen[4]). Um die Leitungszeit in den Nerven bestimmen zu können, müssen wir die Länge der in Frage kommenden Nervenstrecken und die Leitungsgeschwindigkeit[5]) im Nerven kennen[6]). Reizen wir den vom Muskel kommenden Nerven direkt, dann kommt die Latenzzeit der Sinneszellen in Wegfall. Es ist dann die rohe Reflexzeit gleich der Leitungszeit in den Nerven + der Latenzzeit des Muskels + der reinen Reflexzeit. Bei beiden Arten der Feststellung der rohen Reflexzeit läßt sich die auf das Geschehen im

[1]) Entnommen: *Paul Hoffmann:* l. c. S. 7, Zitat [2]), S. 432. — [2]) Vgl. eine genauere Bestimmung der Reizschwelle bei *Paul Hoffmann:* Eigenreflexe. l. c., S. 44. Zitat [2]), S. 432. Vgl. auch *K. Hansen* u. *P. Hoffmann:* Z. f. Biol. **75.** 299 (1922). — [3]) Vgl. *M. v. Frey:* Z. f. Biol. **63.** 129 (1913); **65.** 203 (1914); **67.** 484 (1917). — Vgl. ferner Physiologie III, S. 555. — [4]) Vgl. hierzu auch *W. A. Jolly:* Quart. j. of exper. physiol. **4.** 67 (1911). — [5]) Vgl. diesen Band, S. 129 ff. — [6]) Vgl. hierzu auch *F. A. Hoffmann:* Deutsches Arch. f. klin. Med. **120.** 174 (1916); **126.** 173 (1918).

Rückenmark entfallende reine Reflexzeit dadurch berechnen, daß die auf die übrigen Vorgänge entfallende Zeit von der Gesamtzeit, die der Reflexvorgang beansprucht, abgezogen wird. Es verbleibt dann die reine Reflexzeit. In Abb. 161[1]) ist das Ergebnis eines solchen Versuches wiedergegeben. Die folgende Tabelle[1]) enhält Werte für die rohe und die reine Reflexzeit in σ[2]).

Abb. 161.



Bestimmung der Reflexzeit in der Tibialismuskulatur bei Reizung des Nerven mittels eines Induktionsschlages. Sie hat zur Folge, daß zwei Erregungen eintreten, einmal eine solche im Anschluß an die Fortpflanzung des erregten Zustandes im motorischen Nerven zum Muskel und eine zweite, nachdem die im sensiblen Nerven durch das Rückenmark hindurch übertragene Erregung den ersteren Nerven und von diesem aus den zugehörigen Muskel erreicht hat. Der der ersteren (der indirekten Zuckung) entsprechende Erregungsstrom zeigt im vorliegenden Fall eine etwas größere Amplitude als derjenige, der der reflektorischen Zuckung vorausgeht. Es muß der Abstand zwischen beiderlei Erregungsstromkurven (*G*) gemessen werden. Z = Stimmgabel: $^1/_{100}$ Sekunde.

Alter der Versuchsperson	Länge des Reflexweges in *cm*	Rohe Reflexzeit in σ	Reine Reflexzeit in σ
11	139	26	2·0
20	199	34	0·7
22	194	36	3·4
24	188	35	3·5
24	194	34	1·5
25	192	35	2·7
27	187	34	2·7

Wir erkennen aus den mitgeteilten Zahlen, daß die rohe Reflexzeit innerhalb sehr enger Grenzen liegt. Ferner steht fest, daß die Übertragungszeit im Rückenmark sehr wenig Zeit in Anspruch nimmt. Die in der Tabelle mitgeteilten Werte für die letztere können keinen Anspruch auf große Genauigkeit erheben. Die reine Reflexzeit dürfte etwa 1 σ betragen. Es spricht alles dafür, daß die Übertragung vom sensiblen „Neuron“ auf das motorische ohne Zwischenschaltung

[1]) Entnommen: *P. Hoffmann:* Eigenreflexe. l. c. Zitat [2]), S. 432. — [2]) Vgl. auch *H. Schäffer:* Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **74.** 605 (1922).

weiterer „Neurone“ erfolgt[1]). Erwähnt sei noch, daß sich Eigenreflexe auch mittels der Vibration auslösen lassen. Es treten Erregungsströme auf, die unmittelbare Beziehungen zur Frequenz der durch die genannte Art der Reizung ausgeübten rhythmischen Zerrungen des Muskels aufweisen[2]).

Die Betrachtung der nach verschiedenartigen Reizen im Muskel auftretenden Erregungsströme hat wichtige Feststellungen über die Beziehungen zwischen beiden ergeben. Es zeigte sich, daß ein durch einen ganz kurzen Schlag auf die Sehne eines Muskels herbeigeführter Reiz, der zu einem sehr kurzen, weniger als $^1/_{100}$ Sekunde umfassenden Ruck an dieser führt, eine Einzelzuckung zur Folge hat. Es ist dies an dem Auftreten eines doppelphasischen Erregungsstromes zu erkennen. Sobald der Ruck etwas länger andauert, d. h. der Reiz längere Zeit umfaßt, dann kommt es zu einem Tetanus. Er läßt sich z. B. unter Anwendung von Induktionsschlägen sehr lange ausdehnen. Es können somit die Eigenreflexe mit Einzelzuckungen, jedoch auch mit Tetani verknüpft sein. Sie sind in ihrem Geschehen ein getreues Abbild des ausgeübten Reizes. Es ist dies, wie wir später erfahren werden, bei anderen Reflexarten nicht der Fall. Wir erhalten bei solchen auf jeden Reiz, der erfolgreich ist, einen ganz charakteristischen, sich gleichbleibenden Erfolg. Erwähnt sei noch, daß die Erregungsströme, die im Gefolge einer ganz kurzen Reizung auftreten, sich durch ihre Stärke auszeichnen. Wird bei vorhandenem willkürlichem Tetanus ein Eigenreflex zur Auslösung gebracht, dann erkennt man seine Wirkung ohne weiteres am Auftreten eines Erregungsstromes, der die bereits vorhandenen Ströme an Mächtigkeit überbietet.

Je mehr das Wesen der Eigenreflexe studiert worden ist, um so mehr ist erkannt worden, daß sie sich von den übrigen Reflexarten grundsätzlich unterscheiden. So lassen sich die Auswirkungen der ersteren nicht willkürlich nachahmen, schon deshalb nicht, weil bei jeder mit Willen durchgeführten Bewegung stets, wie wir S. 18ff. eingehend erörtert haben, mehrere Muskeln und vor allem Agonist und Antagonist beeinflußt werden. Beim Eigenreflex haben wir nur in den Muskeln Reaktionen vor uns, von denen aus die Erregung ausgegangen ist. Damit ist schon zum Ausdruck gebracht, daß mehrere Muskeln zugleich in Tätigkeit treten können. Oftmals liegen die Verhältnisse so, daß die von einem Muskel herbeigeführte Bewegung dazu führt, daß Zerrungen an anderen Muskeln erfolgen, wodurch dann wiederum Eigenreflexe zur Auslösung kommen. Ein solcher Fall liegt z. B. der folgenden Beobachtung zugrunde[3]). Kontrahiert sich bei gesteigerter Reflexerregbarkeit der M. gastrocnemius, dann genügt die geringfügigste Zerrung der Fußbeuger, um diese zur Verkürzung zu bringen. Zunächst macht die abwechselnde Betätigung der Strecker und Beuger den Eindruck einer zentral

---

[1]) Vgl. hierzu *P. Hoffmann:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 223 (1910); vgl. auch Z. f. Biol. **68.** 351 (1918). — [2]) *F. Preisendörfer:* Z. f. Biol. **70.** 505 (1919). — Vgl. auch *K. Hansen* u. *Paul Hoffmann:* Z. f. Biol. **74.** 229 (1922). — [3]) Vgl. hierzu *P. Hoffmann:* l. c. Zitat [2]), S. 432. — Vgl. auch *I. K. A. Wertheim Salomonson:* l'Encéphale **16.** 337 (1921).

bedingten antagonistischen Innervation. In Wirklichkeit sind es periphere Ursachen, die zur Verkürzung der Fußbeuger führen.

Eine weitere Besonderheit ist die folgende. Bei den übrigen Reflexarten, die wir noch zu behandeln haben, tritt nach wiederholter Auslösung ein Versagen des sie bewirkenden Reizes ein. Man hat von einer Ermüdung gesprochen, doch ist diese Bezeichnung nicht glücklich gewählt. Es ist immer ein mißliches Ding, Erscheinungen, die in ihrem Wesen noch ungenügend erkannt sind, mit einem Begriff zu verknüpfen, der ohne weiteres bestimmte Vorstellungen weckt. Das Ausbleiben einer bestimmten Reaktion auf einen Reiz kann mannigfaltige Ursachen haben. An Stelle von Ermüdung hat man auch von einer Gewöhnung gesprochen, doch besagt auch dieser Ausdruck mehr, als wir zur Zeit wissen. Vielleicht bedeutet übrigens die bei verschiedenen Reflexarten nach verschiedenen Zeiten bzw. nach verschiedener Reizzahl verschieden rasch auftretende Erfolglosigkeit weiterer Reizeinwirkungen das Festhalten eines Zustandes, den wir S. 137 kennengelernt haben, nämlich der refraktären Phase. Wir erfuhren, daß dann, wenn eine „Erregungswelle“ über erregbare Gebilde läuft, jede erregte Stelle für eine kurze Zeit für einen neuen Reiz unzugänglich ist. Erst nach Ablauf der refraktären Phase erzielt ein neuer Reiz einen vollen Erfolg. Wir werden noch erfahren, daß diese Einrichtung, wonach der Reizwirkung bestimmte Grenzen gezogen sind, auch bei vielen zentralen Vorgängen eine bedeutsame Rolle spielt. Erinnert sei noch, daß auch bei der Auslösung von Empfindungen ein und derselbe Reiz in seinem Erfolg Beschränkungen unterworfen ist. Wir haben wiederholt auf diesen Umstand aufmerksam gemacht. Es sei z. B. an die „Gewöhnung“ an bestimmte Gerüche erinnert[1]) und ferner an die Beobachtung, daß wir bestimmte akustische Einwirkungen nach einiger Zeit nicht mehr wahrnehmen, obwohl sie fortdauern[2]). So entgeht uns nach einiger Zeit z. B. das Ticken einer Uhr, wenn wir diesem nicht unsere Aufmerksamkeit zuwenden u. s. w. Derartige Ausschaltungen von Reizwirkungen sind von der allergrößten Bedeutung. Es wird durch sie verhindert, daß die Unzahl von Einwirkungen, die von außen her und auch innerhalb des Organismus auf Sinneszellen zustande kommen, zwangsläufig zu zentralen Vorgängen und ferner zu entsprechenden Reaktionen führt. Es sind alle Abstufungen von Einstellungen der erregbaren Gebilde vorhanden, angefangen von der gleichbleibenden Bereitschaft zur Beantwortung von Reizen über Umstimmungen, die zu einer Anpassung an eine bestimmte „Reizlage“ führen — es sei an die Adaptation des „Sehsystems“ erinnert[3]) — bis zu Zuständen, in denen jede Reizbeantwortung ausbleibt. In jedem einzelnen Falle bleibt zu erforschen, an welcher Stelle des gesamten in Frage kommenden Systems die in Erscheinung tretende Umstimmung eintritt. Sind es die Sinneszellen, die nach Störung vorhandener Gleichgewichte, die im Anschluß an Reize eintreten, nicht zum Ausgangszustand zurückkehren, oder sind die Leitungsbahnen an irgendeiner Stelle mehr oder weniger „blockiert“, oder handelt es sich um zentrales Geschehen, das die

[1]) Vgl. hierzu Physiologie III, S. 465. — [2]) Physiologie III, S. 384. — [3]) Physiologie III, S. 147.

Übertragung von Erregungen verhindert bzw. die zugeleitete Erregungswelle auslöscht? Wir müssen uns zur Zeit im wesentlichen damit bescheiden, den Zustand von Umstimmungen mit dem Erfolg verminderter bis aufgehobener Bereitschaft, auf Reize mit entsprechenden Vorgängen zu antworten, zu schildern. Die Prüfung des Verhaltens der Eigenreflexe auf wiederholte Reize hat ergeben, daß diese immer wieder zu einem Erfolge führen. Eine verminderte Bereitschaft, sie zu beantworten, ließ sich nicht feststellen[1]). Auch dann, wenn der Muskel zuvor ermüdet worden ist, ist seine Zerrung noch erfolgreich. Erst dann, wenn die Ermüdung eine weitgehende ist, ist der Auslösung des Eigenreflexes der Erfolg versagt[2]).

Das Studium der refraktären Periode bei der Herbeiführung von Eigenreflexen hat ergeben, daß sie Besonderheiten aufweist. Läßt man kurz hintereinander zwei Induktionsschläge auf den Muskelnerven einwirken, dann zeigt sich, daß bei einem zeitlichen Abstand derselben von weniger als $^1/_{50}$ Sekunde der zweite Reiz wesentlich verstärkt werden muß, wenn er den gleichen Erfolg haben soll, wie der erste. Folgen sich die Reize noch schneller, dann ist eine fünffache Verstärkung des zweiten Reizes erforderlich, um überhaupt eine Reaktion des Muskels zustande zu bringen. Es fällt bei den angeführten Fällen der zweite Reiz in eine Periode verminderter Bereitschaft, auf Reize zu reagieren (relative Refraktärperiode)[3]). Schließlich bleibt, wenn der zweite Reiz dem ersten noch rascher folgt, jeder Erfolg aus. Er fällt in die Periode des absoluten refraktären Zustandes.

Übrigens ist die refraktäre Periode in ihrer zeitlichen Begrenzung keine gegebene, vielmehr ist sie beeinflußbar, und zwar durch Einwirkungen, denen die Bezeichnung Bahnung gegeben worden ist[4]). Es handelt sich dabei um folgende Beobachtungen. Die Eigenreflexe sind nicht, wie andere Reflexarten, ohne besondere Gestaltung natürlicher Versuchsbedingungen in Erscheinung getreten, etwa wie das bei der Auslösung des Kratz- oder Fluchtreflexes u. a. m. der Fall ist, vielmehr wurde ihr Vorhandensein erst bemerkt, als man künstliche Reize anwandte, und zwar war es zumeist ein Schlagen auf die Sehne oder auf den Knochen, das zu ihrer Auslösung diente. Der Umstand, daß sie in allen Abstufungen abgeschwächt bis aufgehoben und weiterhin in verschiedenem Ausmaße verstärkt sein können, hat dazu geführt, ihnen ein besonderes Interesse zuzuwenden, und zwar vor allem deshalb, weil sich Beziehungen zu bestimmten Störungen im Gebiete des Nervensystems ergaben. So wurden die Eigenreflexe mehr und mehr wichtige diagnostische Hilfsmittel. Ihr Ausfall nach Ausübung bestimmter Reize gestattet auf Erfahrungen begründete Schlußfolgerungen. Wir stehen vor der eigenartigen Tatsache, daß wir in den Eigenreflexen ein Geschehen vor uns haben, das auf der einen Seite seit sehr langer Zeit geprüft und in seinen Abweichungen von der Norm diagnostisch verwertet wird, und auf der anderen in keinen Zusammenhang mit

[1]) *P. Hoffmann:* Z. f. Biol. **69.** 517 (1919). — [2]) *G. H. Monrad-Krohn:* Norsk. magaz. f. laegevidenskaben. **80.** Nr. 7 (1919). — Weitere Literaturangaben siehe bei *P. Hoffmann:* l. c. Zitat [2]), S. 432. — [3]) Vgl. u. a. *H. Strughold:* Z. f. Biol. **85.** 453 (1927). — [4]) Vgl. *Zwaardemaker* u. *Lans:* Zbl. f. Physiol. **13.** 325 (1899).

einer bestimmten Funktion gebracht werden konnte. Immer neue „Sehnen- und Periostreflexe“ wurden entdeckt und werden auch noch jetzt immer wieder beschrieben, weil ohne Zweifel von jedem Muskel aus — vergleiche die Ausnahmen S. 432 — die Auslösung von Eigenreflexen möglich ist, jedoch blieb ihre Bedeutung für den Organismus unbekannt. Gleichzeitig mit der Forschung nach neuen Reflexen der genannten Art wurde die Technik ihrer Hervorrufung gefördert. Man hatte frühzeitig erkannt, daß sie sich nicht immer in gleicher Stärke hervorrufen lassen. Man entdeckte „Kunstgriffe“, um sie mit Sicherheit möglichst unbeeinflußt zur Geltung zu bringen. So fand man, daß z. B. die Auslösung des sog. Patellarsehnenreflexes — Quadrizeps-Eigenreflex — regelmäßig gelingt, soweit nicht Störungen vorhanden sind, wenn man die Person, bei der er ausgelöst werden soll, auffordert, die gebeugten Finger der einen Hand, die mit ihrem Rücken gegen den Körper sieht, in entsprechender Stellung in die Finger der anderen Hand, deren Volarseite dem Körper zugewandt ist, einzuschieben und nun auf Kommando einen kräftigen Zug in der Weise auszuüben, als sollte versucht werden, den einen Arm auf die andere Seite hinüberzuziehen (*Jendrássik*scher Handgriff)[1]). Man kann die zu untersuchende Person auch veranlassen, auf Befehl ihre eigene Hand oder die eines anderen Individuums zu drücken. In dem Augenblicke, in dem der Befehl zu ziehen bzw. zu drücken befolgt wird, übt man den Schlag auf die Sehne aus. Man kann die zu untersuchende Person auch husten lassen, oder man fordert sie auf, eine Rechnung zu lösen u. s. w. Aus der Beobachtung einer Beeinflußbarkeit der Eigenreflexe ergibt sich ohne weiteres, daß es Einrichtungen geben muß, die imstande sind, die Bedingungen für ihr Zustandekommen zu verbessern oder aber auch zu verschlechtern. Beide Fälle lassen sich z. B. in sehr übersichtlicher Weise an den Fußstreckern zur Anschauung bringen[2]). Es wird zunächst die Auslösung des Eigenreflexes bei schlaffer Haltung der erwähnten Muskelgruppe herbeigeführt. Man erhält regelmäßig den zu erwartenden Erfolg. Nun werden während der Reizung die Antagonisten kontrahiert. Es bleibt die Reaktion der Fußstrecker aus[3]). Nun werden diese selbst zur Kontraktion gebracht. Der gleiche Reiz, der bei erschlaffter Muskulatur nur eine geringe Reaktion — erkennbar an der Bewegung des Fußes — zur Folge hatte, ergibt nunmehr einen auffallend starken Erfolg, ja man kann mit der Stärke des Reizes so weit heruntergehen, daß er bei nicht kontrahierter Streckermuskulatur ohne jede erkennbare Wirkung bleibt, während er bei erfolgter Kontraktion derselben den Reflex zur Durchführung bringt. In Abb. 162[4]) und 163[4]), S. 440, ist das Ergebnis derartiger Versuche mitgeteilt. In Abb. 162 ist dargestellt, wie bei schlaffen Fußstreckern (Ruhe) der mittels eines den N. tibialis alle $^1/_8$ Sekunden treffenden Reizes ausgelösten Kontraktion eine reflektorisch bedingte von bestimmter Größe folgt. *A* entspricht in der die abgeleiteten Erregungsströme darstellenden Kurve der indirekt und *B* der durch den Reflexvorgang

[1]) *E. Jendrássik*: Neurol. Zbl. 412 (1885). — [2]) *P. Hoffmann*: Z. f. Biol. **63.** 351 (1918); vgl. auch Z. f. Biol. **78.** 347 (1923). — [3]) Vgl. hierzu auch *K. Wachholder* u. *H. Altenburger*: *Pflügers* Archiv. **215.** 622 (1927). — [4]) Entnommen: *P. Hoffmann:* Eigenreflexe. S. 66. l. c. Zitat [2]), S. 432.

ausgelösten Zuckung. Die unterste Linie stellt die Zeit in $^1/_{10}$ Sekunden dar. Man erkennt, wie in der Periode der Ruhe *B* auf *A* folgt. Nun wurden die Antagonisten kontrahiert. Es tritt nur der *A*-Ausschlag in Erscheinung. Nun wurden die Agonisten zur Kontraktion gebracht. Sofort tritt der *B*-Ausschlag wieder auf, und zwar in einem der Ruheperiode gegenüber verstärkten Ausmaße. In Abb. 163 ist neben der Erregungsstromkurve zugleich die Bewegung des Fußes aufgezeichnet. Er drückte bei dem Versuche gegen einen sich biegenden Stab. Er entwickelte dabei eine Kraft von 50 *kg*. Die

Abb. 162.

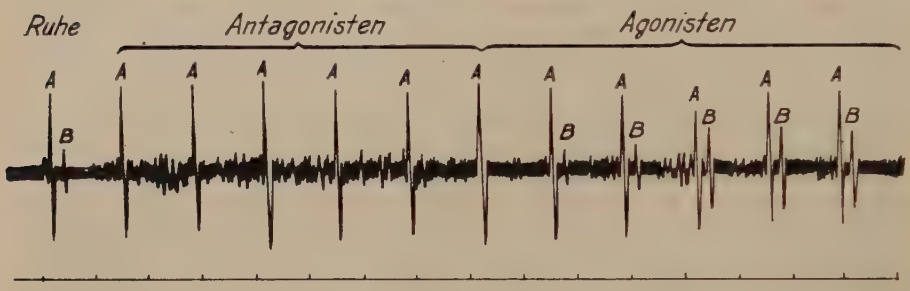
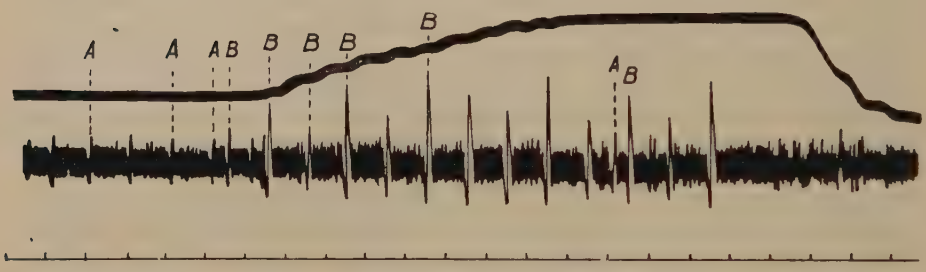


Abb. 163.



Biegung des Stabes wurde durch einen Hebel übertragen (obere Kurve). Die unterste Kurve gibt die Reizmomente wieder. Man erkennt in der Erregungsstromkurve die *A*- und *B*-Ausschläge, die die gleiche Bedeutung, wie oben dargelegt, haben. In dem Augenblicke, in dem die Kontraktion der Fußstrecker einsetzt, nehmen die *B*-Ausschläge an Größe zu. Sie übertreffen die *A*-Ausschläge. Sobald die willkürlich herbeigeführte Innervation der Muskeln eingestellt wird, verschwindet die *B*-Zacke.

Die Ausdehnung der erwähnten Versuche auf andere Muskeln als die Fußstrecker ergab, daß nur diese im erschlafften Zustand bei elektrischer Reflexauslösung einen Erfolg ergaben, bei allen übrigen ist eine Bahnung durch Kontraktion erforderlich. Es ist von größtem Interesse, daß der Ausfall der durch Eigenreflexe hervorgebrachten Muskelwirkung in Abhängigkeit vom vorhandenen Erregungszustand

des einzelnen Muskels steht. Gehen wir vom Ruhezustand des Muskels aus, dann weist er einen bestimmten Tonus auf. Wir haben bereits erfahren, daß sein Wesen nicht einheitlich aufgefaßt wird (vgl. S. 340 ff.). Handelt es sich um einen „gedämpften" Erregungszustand oder fehlt jede Erregung? An und für sich erscheint es wahrscheinlicher, daß die erstere Annahme die richtige ist. Jedes erregbare Gebilde ist in gewissem Sinne in der Regel in einem Zustand der Bereitschaft, auf einen Reiz zu antworten. Jener könnte dadurch bedingt sein, daß sich beständig in kleinem Ausmaße Vorgänge vollziehen, die bei ihrer Steigerung zu bestimmten Folgen führen. Von diesem Gesichtspunkte aus bestünden in den erregbaren Gebilden keine einige Zeit umfassende Gleichgewichte, vielmehr würde stets in geringem Umfange unter dem Einfluß von Impulsen, die teils mittels Nervenbahnen übermittelt werden, teils auf Inkretstoffe zurückzuführen sind, und endlich auch Folgen von Stoffwechselvorgängen sein können, eine Störung von solchen stattfinden. Es würden sich im Prinzip — nur in sehr stark verringertem Ausmaß — die gleichen Vorgänge vollziehen, wie in jenem Zustand, der gemeinhin der erregte genannt wird. So könnte der Tonus neben anderen Auswirkungen die Bereitschaft für bestimmte Leistungen gewährleisten und die rasche Ansprechbarkeit auf Reizeinwirkung bedingen. Von diesen Gesichtspunkten aus wäre die Bereitschaft zur Auslösung für Eigenreflexe im Ruhezustand die geringste. Sobald infolge von — bleiben wir bei gewöhnlichen Verhältnissen — willkürlichen Innervationen die Muskelzellen in einen Zustand größerer Erregung übergeführt sind, sprechen jene Reize, die zur Hervorrufung von Eigenreflexen führen, leichter an. Je größer der Zustand der Erregung ist, um so größer ist der Reflexerfolg bzw. um so geringere Reizstärken sind notwendig, um einen Erfolg zu zeitigen.

Die Abhängigkeit des Reizerfolges bei der Auslösung von Eigenreflexen vom „Tonuszustand" der in Frage kommenden Muskulatur zeigt u. a. die folgende Beobachtung. Wird bei einem Tier das Rückenmark in der Höhe des 10. Brustwirbels durchtrennt, dann löst ein kurzer Schlag auf die Sehne eines Streckers (z. B. diejenige des M. quadriceps) eine einzige Zuckung desselben aus. Sie verläuft rasch. Wird der gleiche Versuch am dezerebrierten Tier ausgeführt[1]), dann erhält man eine rasche, starke Verkürzung des Streckers, er kehrt jedoch nicht zur Ausgangslage zurück. Es verbleibt eine tonische Verkürzung. Werden die vom Muskel ausgehenden sensiblen Bahnen ausgeschaltet, dann erfolgt auf Reize wieder eine rasch und vollständig ablaufende Zuckung[2]). Man erkennt aus diesem Befund ohne weiteres das fortlaufende Zusammenwirken von sensiblen und motorischen Vorgängen. Durch es wird ein bestimmter Zustand in der Muskelzelle geschaffen. Er wirkt sich beim Eintreffen eines Erregungsvorganges in bestimmter Weise aus.

Die Bahnung für die Eigenreflexe vollzieht sich ohne Zweifel zentral. Das gleiche gilt für die

---

[1]) Vgl. hierzu das über die Enthirnungsstarre S. 344 Mitgeteilte. — [2]) Vgl. *Sherrington:* Proceed. of the royal soc. of med. **86** (1913). — *Viets:* Brain. **43**. 269 (1920). — Vgl. auch S. 345.

Hemmung. Wir haben in beiden Fällen ein feines Reagens dafür, daß eine unübersehbar große Anzahl von zentralen Vorgängen sich auf Gebieten des Organismus auswirken, die in keinen direkten Beziehungen zu dem einzelnen Geschehen stehen. Wir haben schon erwähnt, daß durch Husten, Rechnen — Sinnesreize, ferner Lesen, Zählen, Schlucken u. s. w. sind auch erfolgreich — die Auslösung der Eigenreflexe begünstigt wird. Werden andere Muskeln als diejenigen, bei denen wir die Reflexe auszulösen wünschen, willkürlich innerviert, dann gibt sich das auch an ihrer leichteren Auslösbarkeit zu erkennen. Es sei in dieser Hinsicht auf den Einfluß des *Jendrássik*schen Handgriffes verwiesen. Es sei ferner daran erinnert, daß die Innervation des Antagonisten die Durchführung der Eigenreflexe hemmt. Auch hierin haben wir eine zentral vor sich gehende Beeinflussung jener Vorgänge zu erblicken, die sich innerhalb des im Rückenmark liegenden Anteils des Reflexbogens abspielen. Sehr wahrscheinlich wird die Erregbarkeit der motorischen Vorderhornzellen beeinflußt[1]). Nun erinnern wir uns des Umstandes, daß diese unter mannigfachen Einflüssen stehen (vgl. S. 3). Es sind nicht nur Beziehungen zu sensiblen Bahnen vorhanden, sondern auch zu solchen, die von der Großhirnrinde und von tiefer gelegenen Teilen kommen. Kortiko- und subkortikospinale Bahnen und insbesondere die rubrospinale Bahn übermitteln Erregungen, die sich in mannigfacher Weise innerhalb der Vorderhornzellen auswirken können. Bahnung und Hemmung stehen ohne Zweifel in Beziehung zur refraktären Periode, und zwar in dem Sinne, daß sie abgekürzt oder aber verlängert werden kann. Es geht dies in ganz besonders überzeugender Weise aus der folgenden Beobachtung hervor[2]). Es wurden die Beuger des Vorderarmes in bestimmtem Abstand kurz hintereinander gereizt (Auslösung des Vorderarmperiostreflexes). Die Bahnung wurde durch gleichzeitige willkürliche Innervation und durch Anhängen verschiedener Gewichte an den Unterarm abgestuft. Die folgende Tabelle gibt die Beziehungen zwischen der Dauer des Refraktärstadiums und der Bahnung wieder. Wir erkennen, daß das erstere um so kürzer ist, je größer die letztere ausfällt.

Drehmoment auf das Kubitalgelenk in *kg/cm*	Dauer der absoluten und relativen Refraktärphase in σ
194	35
40	100
18·3	140
7·2	240
2·85	290

Außer zentral bedingten Umstimmungen, die den Reflexvorgang beeinflussen, können auch in der Peripherie vor sich gehende Umstellungen Einfluß auf den Erfolg von Reizen haben. So kann man

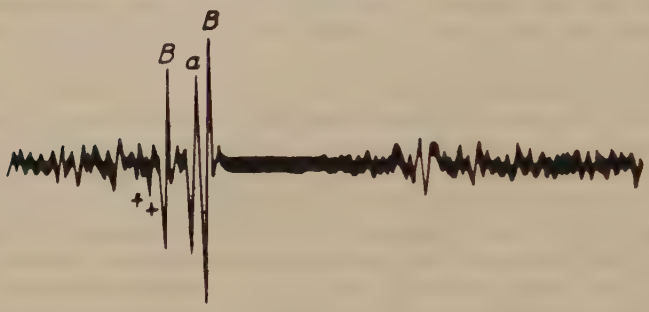
[1]) Vgl. hierzu die Beobachtungen über einen Einfluß des Kleinhirns auf motorische Vorderhornzellen bei *K. Hansen* u. *W. Rech:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **87**. 207 (1925). — [2]) *O. Hoffmann:* Z. f. Biol. **81**. 37 (1924).

sich z. B. ganz gut vorstellen, daß durch Impulse bestimmter Art das erregbare Gebilde in einen Zustand versetzt wird, in dem eine weitere Anregung größeren Erfolg hat, als wenn sie jenes ohne weitere Vorbereitung treffen würde. Es kann aber auch sein, daß umgekehrt ihr Einfluß viel geringer, ja gleich Null ist, weil Konstellationen vorhanden sind, die verhindern, daß sich jener Zustand herausbildet, der Vorbedingung für die Auslösung bestimmter Reaktionen ist. Wir haben oft hervorgehoben, daß die Zellfunktionen ganz allgemein von den gerade vorhandenen Bedingungen abhängig sind. Wir haben es mit feinsten Einstellungen zwischen mannigfachen Zustandsformen zu tun. Auch innerhalb der einzelnen Anteile des Nervensystems haben wir mit Verschiebungen von Ionenkonzentrationen mit ihren Vorbedingungen und ihren Folgen zu rechnen. Kommt das eine Ion ins Übergewicht, dann kann sich das in einer gesteigerten Ansprechbarkeit der in Frage kommenden Gebilde auswirken, oder aber sie kann vermindert bis aufgehoben sein. Wir haben keinen Grund, anzunehmen, daß die Verhältnisse im Nervengewebe prinzipiell anders liegen als in anderen Gewebsarten. Es ist, wie mir scheint, wenig fruchtbar, die Probleme der Bahnung und Hemmung mittels der Konstruktion von nicht eindeutig erwiesenen Strukturverhältnissen lösen zu wollen, ja es sind auf diesem Gebiete „instruktive" Abbildungen insofern gefährlich, als sie Vorstellungen erwecken, die sehr wahrscheinlich der Wirklichkeit nicht entsprechen. Es lenkt das Schema von der Tatsache ab, daß die Forschung im Flusse ist. Es engt unseren Vorstellungskreis ein und läßt uns vergessen, wie mannigfaltig die Beziehungen der einzelnen Systeme innerhalb des Nervengewebes zueinander sind. Läuft ein Erregungsvorgang in einem System dahin (vgl. hierzu Seite 137), dann ist sein Fortschreiten von Augenblick zu Augenblick von dem Zustand jener Stelle abhängig, die eben in die erregte Phase übergeführt werden soll. Schon innerhalb der Nervenbahnen kann ein Erregungswellenzug ausgelöscht werden. Es ist dies dann der Fall, wenn jene Stelle, auf die die Erregung übergehen soll, sich im absolut refraktären Zustand befindet. Fällt das Eintreffen der Erregung in die Periode des relativ refraktären Zustandes, dann kann der Fall eintreten, daß die weitergeleitete Erregung nicht ausreicht, um eine bestimmte Funktion zu beeinflussen bzw. zur Auslösung zu bringen. Es kann aber auch sein, daß die Erregung — es sei angenommen, daß sie von einer Sinneszelle ausgegangen sei — im Zentrum eintrifft. Nun soll sie auf ein anderes System übergehen. Wir können uns sehr gut vorstellen, daß das deshalb unmöglich ist, weil die Zellen jenes Zentrums sich in einem Zustand befinden, in dem sie auf die übermittelte Erregung, die ja zugleich den Reiz vermittelt, nicht ansprechen. Es sei in dieser Beziehung auf das Seite 180 ff. über die Erregbarkeit im Zustand des Kat- und Anelektrotonus Mitgeteilte erinnert. Es gibt uns Anhaltspunkte für ein bebestimmtes Geschehen in den erregbaren Gebilden, das einerseits fördernd für die Übertragung von Erregungen und ihre Fortleitung sein kann und andererseits bei den gleichen Vorgängen hemmend wirkt.

Wir haben erkannt, daß die willkürliche Innervation, die mit Einschluß der motorischen Vorderhornzelle die gleiche Bahn benützt,

wie jene Erregungen, die von Sinneszellen der Muskulatur ausgehend zum Eigenreflex führen, auf den letzteren Einfluß hat. Es ist nun von größtem Interesse, daß auch das Umgekehrte der Fall ist[1]). Werden bei schwacher willkürlicher Kontraktion der Fußstrecker Gastrocnemius-Soleus-Eigenreflexe ausgelöst, dann ist die willkürliche Erregung nach Ablauf des Reflexes etwa $^1/_{10}$ Sekunde lang gehemmt. Vgl. hierzu Abb. 164[2]). Auch diese Beobachtung zeigt, wie

Abb. 164.



Hemmung der willkürlichen Innervation der Fußstrecker nach Auslösung zweier, ganz kurz hintereinander erfolgender Reflexe. Bei ++ wird der Tibialis zweimal gereizt. Erst der zweite Reiz hat einen starken indirekten Erfolg (a-Zacke), dagegen bedingen beide Reflexe (B-Zacken). Es folgt auf die zweite B-Zacke eine Periode der Hemmung. Zeit 1 Sek. = 200 *mm*.

eng die Beziehungen zwischen den Eigenreflexen und der willkürlichen Innervation sind.

Wir kennen noch einen Befund, der den Eigenreflexen gegenüber den anderen Reflexarten eine Sonderstellung zuweist. Es ist dies das Fehlen der Summation der Reize[3]). Es sei vorweggenommen, daß bei der Auslösung der letzteren vielfach mehrere Reize erforderlich sind, bis es zu einem Erfolg kommt. Ferner beobachten wir, daß wiederholte, an und für sich unwirksame Reize zum Erfolg führen. Daß bei den Eigenreflexen der einzelne Reiz entweder erfolgreich ist oder aber nicht, geht schon daraus hervor, daß die Reflexzeit eine konstante ist. Das wäre nicht der Fall, wenn einzelne Reize sich summieren bzw. zunächst jenen Zustand schaffen müßten, der den Erfolg ermöglicht. In diesem Falle müßte die Reflexzeit verlängert sein, wenigstens in Hinsicht auf die Art ihrer Feststellung — in Wirklichkeit würde sie wohl unbeeinflußt sein, wenn wir sie vom Augenblick des Wirksamwerdens des Reizes an rechnen könnten. Endlich ist noch bedeutsam, daß Strychnin, das die übrigen Reflexe sehr stark steigert[4]), ohne Einfluß auf die Eigenreflexe ist.

Wir haben bereits Seite 438 hervorgehoben, daß bis in die neueste Zeit hinein die Eigenreflexe in ihrer Bedeutung unerkannt geblieben sind. Jetzt wissen wir, daß sie in das Gebiet der von uns

[1]) *P. Hoffmann:* Z. f. Biol. **70.** 515 (1920). — [2]) Entnommen: *P. Hoffmann:* Eigenreflexe. S. 75. l. c. Zitat [2]), S. 432. — [3]) Vgl. hierzu u. a. *Marinesco, Radovici* u. *Rascanu*: C. r. de le soc. de biol. **86.** 90 (1922). — [4]) Vgl. hierzu *Max Verworn*: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 385 (1900).

so oft berührten Erscheinungen der Sensomotilität[1]) gehören. Es handelt sich um ein enges Verknüpftsein von sensiblem und motorischem Geschehen. Bei jeder, auch der feinsten Zerrung des Muskels verlaufen Erregungen zentralwärts. Sie wirken sich in fein eingestellten Kontraktionen desselben aus und bewirken so eine Anpassung an vorhandene Beanspruchungen. Wird durch irgendwelche Kräfte eine rasche Veränderung einer Gelenkstellung herbeigeführt, und besteht das Bestreben, diese zu verhindern, dann setzt sofort das Eigenreflexsystem ein[2]). Von großem Interesse ist, daß auch die plötzliche Entspannung eines Muskels propriozeptive Reize bewirkt. Es erfolgt im Anschlusse an die durch sie ausgelöste Erregung sofort eine Verminderung seiner Innervation. Aber nicht nur plötzliche Spannungsänderungen im Muskel im Sinne einer Zu- oder Abnahme des Spannungszustandes bedingen das Eingreifen der genannten Reflexe, vielmehr sind sie auch dann wirksam, während eine bestimmte Muskelkontraktion beibehalten wird, wie es bei der Tätigkeit des Haltens der Fall ist. Fortwährend fließen Erregungen zentralwärts und greifen auf motorische Vorderhornzellen über. Es wird dadurch die willkürliche Innervation der Skelettmuskulatur unterstützt. Wir stoßen mit dieser Feststellung auf Vorstellungen, denen wir im Laufe der Vorlesungen wiederholt begegnet sind. Vor allem erinnern wir uns des Umstandes, daß bei der Einstellung eines bestimmten Tonuszustandes propriozeptive Reize eine große Rolle spielen[3]). Gewiß wirken sich dabei auch Eigenreflexe aus. In das Gebiet der reflektorisch bedingten Anpassungen gehört auch die Beobachtung, daß bei passiver Änderung einer Gelenkstellung eine Kontraktion jener Muskeln erfolgt, die bei aktiver Einnahme derselben in Tätigkeit versetzt worden wären[4]).

Das tiefere Eindringen in das Wesen der Eigenreflexe und der mit ihnen verknüpften Erscheinungen hat Licht auf noch manchen Vorgang geworfen, der bisher einer bestimmten Erklärung nicht zugänglich war. Wir haben bereits hervorgehoben, daß die genannten Reflexe abgeschwächt bis aufgehoben sein können. Hier liegen die Verhältnisse vollkommen klar. Es finden sich im Gebiet des Reflexbogens Störungen irgendwelcher Art, die bis zu seiner Unterbrechung gesteigert sein können. Vieldeutig erscheinen dagegen auf den ersten Blick die mit einer Steigerung der Eigenreflexerregbarkeit verknüpften Erscheinungen. Es hat vor allem das Auftreten von Kloni großes Interesse erweckt. Wie ist diese rasche Folge von Kontraktionen aufzufassen? Es handelt sich dabei ganz offenbar um eine fortlaufende Auslösung neuer Eigenreflexe durch die Folgen des vorausgehenden, d. h. jede Muskelkontraktion verursacht eine Zerrung, und diese bedingt den Ablauf eines neuen Reflexvorganges u. s. w. Es bleibt aufzuklären, weshalb Zerrungen, die bei der

---

[1]) Vgl. *S. Exner: Pflügers* Archiv. **48.** 601 (1891). — *M. Sternberg:* l. c. Zitat [1]), S. 432. — [2]) *K. Hansen* u. *P. Hoffmann*: Z. f. Biol. **71.** 99 (1920). — Vgl. auch *O. Clauss* u. *V. v. Weizsäcker*: Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **75.** 370 (1922). — *R. Wagner*: Z. f. Biol. **83.** 59, 120 (1925). — [3]) Vgl. über den Nachweis der durch sie ausgelösten Erregungsvorgänge *E. D. Adrian* u. *Y. Zotterman*: J. of physiol. **61.** 151 (1926). — [4]) Vgl. u. a. *Ch. Foix* u. *A. Thévenard:* Rev. neurol. **30.** 449 (1923). — Vgl. auch *F. Leiri:* Acta med. scandinav. **63.** 184 (1925).

Auswirkung des einzelnen Eigenreflexes eintreten, sich unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht auch in einem weiteren Reflexvorgang auswirken. Es liegt dies daran, daß das refraktäre Stadium so ausgedehnt ist, daß der neue Reiz nicht zur Wirkung gelangt. Ist es dagegen abgekürzt, z. B. durch eine gleichzeitige willkürliche Innervation des betreffenden Muskels, dann ist die Herbeiführung eines Klonus stark begünstigt. Man kann an sich selbst ohne weitere Vorbereitungen einen Klonus in der folgenden Weise hervorrufen. Man stellt beim Sitzen den Fuß auf seine Spitze und beginnt nun mit den Fußstreckern zu zittern. Es setzt sich nun in der Regel das Zittern ohne weitere willkürliche Innervation von selbst fort[1]). Bei jenen Erkrankungen des Nervensystems, bei denen es im Anschluß an die Auslösung von Eigenreflexen zu einem Klonus kommt, müssen ebenfalls von zentralen Stellen ausgehende Einflüsse wirksam sein, die zu einer Verkürzung des Refraktärstadiums führen und so jene Bedingungen schaffen, die zu einem Wirksamwerden des im Anschluß an die durch den erwähnten Reflex ausgelöste Bewegung entstehenden Reizes führen. Mit dieser Feststellung haben wir ein überaus wertvolles Hilfsmittel in die Hand bekommen, um die Untersuchung der Reflexerregbarkeit zu verfeinern[2]). Es sind in dieser Hinsicht insbesondere die durch Vibration hervorrufbaren Kloni von größtem diagnostischen Werte. Während eine normale Person ohne Mühe bei der Einwirkung von Vibrationen die in Frage kommenden Muskeln schlaff läßt, ist das solchen Individuen, bei denen die Reflexerregbarkeit gesteigert ist, nicht möglich. Gesellen sich willkürliche Innervationen hinzu, dann ist das Ergebnis das Auftreten einer ganzen Reihe von Reflexen. Die leichte Auslösbarkeit von Reflexreihen enthüllt uns manche vorhandene Störung, die in der Annahme einer bloßen Erhöhung der Reflexerregbarkeit ganz unzureichend charakterisiert ist. Wir erkennen in ihr das Mitwirken zentraler Vorgänge mit dem Erfolg der Abkürzung des Refraktärstadiums[3]).

Indem wir uns nunmehr der Besprechung weiterer Reflexvorgänge zuwenden und die besonderen Erscheinungen schildern, die mit ihnen in Zusammenhang stehen und sie kennzeichnen, begeben wir uns zu einem Gebiet, das unmittelbar an jene Leistungen heranführt, die wir als bewußte und willkürliche den unbewußten und unwillkürlichen gegenüberstellen. Wir haben seinerzeit eine große Anzahl von Vorgängen kennengelernt, die wir als Empfindungen bezeichnet haben. Wir sprachen ferner von Wahrnehmungen, von Vorstellungskomplexen, mit Hilfe derer bestimmte Bewegungsvorgänge — Handlungen u. s. w. — vollzogen werden. Wir folgten von den Sinnesorganen aus den Bahnen, die zu bestimmten Gebieten der Großhirnrinde führen und brachten zum Ausdruck, daß in diesen im Gefolge

---

[1]) Vgl. *M. Sternberg:* Die Sehnenreflexe. l. c. 67. Zitat [1]), S. 432. — Weitere rhythmische Reflexe sind u. a. das Zähneklappern bei Kälteeinwirkung auf die Haut, die rhythmische Kontraktion des M. ischio- und bulbocavernosus bei der Ejakulation, der Frostschauer, der bis zum Schüttelfrost gesteigert sein kann. — [2]) *K. Hansen* u. *P. Hoffmann:* Z. f. Biol. **74.** 229 (1922). — *Paul Hoffmann:* Z. f. Biol. **75.** 213 (1922). — [3]) Vgl. hierzu *P. Hoffmann:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **82.** 269 (1924).

der Übertragung bestimmter Erregungen Geschehnisse einstweilen unbekannter Natur einsetzen, die uns in Gestalt bestimmter Empfindungen bewußt werden. Wir erfuhren, daß es in unmittelbarem Anschluß an sie zu Bewegungsvorgängen kommen kann. Wir sehen etwas und bewegen uns unmittelbar auf den erblickten Gegenstand zu. Dieser ganze Vorgang hat insofern eine große Ähnlichkeit mit einem Reflexvorgang, als einer von Sinneszellen übertragenen Erregung eine Weitergabe auf Muskelgewebe folgt, und zwar wird dabei die kortikospinale Bahn benützt, die, wie wiederholt geschildert, in Beziehung zu motorischen Vorderhornzellen steht. Sie übernehmen die Erregung und übergeben sie der anschließenden motorischen Bahn. Das Besondere bei diesem ganzen Vorgang ist, daß uns der zentrale Vorgang in seiner Auswirkung bewußt wird, und wir ferner den Bewegungsvorgang bewußt leiten, d. h. es werden von Stellen der Großhirnrinde aus Erregungen ausgesandt, die bestimmte Muskelgruppen in fein abgestufter Weise zur Tätigkeit veranlassen. Sobald der willkürlich erteilte Impuls abgegangen ist, setzen sofort zahlreiche Vorgänge ein, die uns nicht bewußt werden. Es sei an die Einstellung der Antagonisten erinnert (vgl. S. 29), an die eben besprochenen Eigenreflexe, an die Mitbewegungen beim Gehen (vgl. S. 418) u. s. w. Wir erhalten keine Kenntnis von den Vorgängen in den Sinneszellen und erfahren nichts über das Geschehen in den Leitungsbahnen und den zugehörigen Zentren. Alle diese Vorgänge verlaufen nach bestimmten Gesetzen und Regeln, die im Bau der beteiligten Gewebe, ihrer ganzen physikalisch-chemischen Struktur, ihren Stoffwechselvorgängen, ihren besonderen Eigenschaften begründet sind. Der Erfolg eines Reizes, der automatisch alle jene Glieder von Kettenvorgängen auslöst, die schließlich in ihrem Endglied in Empfindungen gipfeln, ist in seinen Auswirkungen außerordentlich mannigfaltig. Es braucht nicht zu einem Bewegungsvorgang zu kommen. In der weitaus größten Zahl der Fälle vollziehen sich Geschehnisse, die sich nach außen hin nicht bemerkbar machen. Es kommt zu den vielgestaltigsten Wechselbeziehungen des eben Wahrgenommenen zu bereits Erlebtem. Es machen sich die Erinnerungen bemerkbar. Zahlreiche Beziehungen verknüpfen den einen Bewußtseinsinhalt mit anderem. In dieses noch so dicht verschleierte Gebiet des Geschehens in unserem Organismus möchten wir gerne eindringen! Mannigfache Wege sind schon eingeschlagen worden. Keiner davon hat bis jetzt zum Ziel geführt. Es ist noch so außerordentlich fern, daß wir uns zur Zeit damit bescheiden müssen, einzelne Teilfunktionen aufzuklären und nach einem Standpunkt zu suchen, von dem aus wir zu erkennen vermögen, in welcher Richtung die Forschung weiterzuführen ist. Es unterliegt keinem Zweifel, daß eine möglichst weitgehende Aufklärung der mit den Reflexen verknüpften Vorgänge am ehesten berufen ist, die Erkenntnis der höchsten Leistungen des Nervengewebes zu vertiefen.

Schon der Umstand, daß es sehr schwer, ja geradezu unmöglich ist, den Begriff des Reflexes klar von jenen Vorgängen abzugrenzen, bei denen Bewußtseinsinhalt mitwirkt, weist darauf hin, daß offenbar Übergänge vorhanden sind. Nichts hebt unser Unvermögen, scharfe

Grenzen zwischen reflektorisch bedingten Vorgängen und solchen, an denen das Bewußtsein teilnimmt, zu ziehen, besser hervor, als das Bedürfnis diesem ein Unterbewußtsein gegenüberzustellen! Wir können uns unter einem solchen schlechterdings nichts Bestimmtes vorstellen, und vor allem dürfte es unmöglich sein, seine Funktionen den Reflexvorgängen gegenüber abzugrenzen. Die Bezeichnung Reflex umfaßt ein ganz gewaltiges Gebiet von Vorgängen, angefangen von solchen einfachster Art, wie sie die Eigenreflexe darstellen, bis zu Geschehnissen hinauf, bei denen zahlreiche Leitungsbahnen und Zentren beteiligt sind. Es ist zur Zeit müßig, Stellung zu der Frage zu nehmen, welche Vorgänge die Bezeichnung Reflex verdienen, und welche nicht. Die Erkenntnis von Reflexvorgängen ist schon alt. Descartes[1]) hat bereits im Anschluß an die Beobachtung, daß unwillkürlicher Lidschluß erfolgt, wenn dem Auge plötzlich ein Gegenstand genähert wird, von einem Reflex gesprochen. Man hat als Reflexe solche Reaktionen auf bestimmte Reize bezeichnet, die in gesetz- und zwangsmäßiger Weise unter Mitwirkung des Nervensystems zum Ablauf kommen. Diese Definition des Reflexbegriffes scheint auf den ersten Blick auszureichen, um die Reflexvorgänge zu umgrenzen[2]). Das Wesentliche an ihnen ist, daß im Anschluß an einen erfolgreichen Reiz ein mehr oder weniger kompliziert zusammengesetzter Kettenvorgang zur Auslösung und zur Abrollung kommt, und zwar zwangsweise. Ein Vorgang bedingt den anderen, und jeder sich einstellende hat einen Vorläufer zur Voraussetzung, bis im ganzen beteiligten System der Erregungsvorgang ausgeklungen ist. Das Gesetzmäßige ist kein Charakteristikum für Reflexgeschehen. Alle Vorgänge in unseren Zellen und Geweben vollziehen sich nach festgelegten Naturgesetzen. Wir erkennen sie deshalb vielfach nicht ohne weiteres, weil ungezählte Geschehnisse nebeneinander herlaufen, und wir im allgemeinen den Einzelvorgang nicht verfolgen können. Es sind Auswirkungen vieler Reaktionen, die gemeinhin zur Beobachtung kommen. Ferner besteht kein Zweifel darüber, daß auch die mit Bewußtsein verknüpften Vorgänge einen gesetzmäßigen Ablauf haben, womit schon zum Ausdruck gebracht ist, daß auch das Zwangsläufige gewahrt ist. Der adäquate Reiz ruft in der Sinneszelle eine Erregung hervor. Zwangsläufig erfolgt ihre Weiterleitung zu einem „Zentrum" der Großhirnrinde und bedingt hier eine Empfindung. Wir können ihr bestimmte Folgen geben und z. B. beim Herannahen eines Feindes fliehen oder uns zur Verteidigung stellen. Sobald die Entscheidung gefallen ist, vollziehen sich zwangsläufig bestimmte Vorgänge innerhalb des Nervensystems.

Man könnte daran denken, den Begriff des Reflexes auf weniger komplizierte Vorgänge zu beschränken, jedoch würde dadurch nur Verwirrung geschaffen. Vor allem würden wir künstlich Grenzen ziehen, die sicherlich fortwährend überschritten werden. Wir haben

[1]) *René Descartes:* Les passions de l'âme. Paris 1649. — [2]) Vgl. hierzu *M. Minkowski:* Zum gegenwärtigen Stand der Lehre von den Reflexen. Orell Füssli, Zürich, Leipzig, Berlin 1925. Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben.

oft betont, daß ein Geschehen, das sich scheinbar innerhalb eines eng umgrenzten Systems vollzieht, sich in Wirklichkeit in viel größerem Ausmaße auswirkt. Es sei an die Beeinflussung des Muskeltonus von allen möglichen Seiten aus erinnert. Uns erscheint es beim jetzigen Stand unseres Wissens über Reflexvorgänge am besten, den Rahmen weit zu spannen. Wenn es dereinst möglich sein wird, bestimmte Gruppen von Reflexen, ähnlich, wie es bei den Eigenreflexen der Fall ist, in bestimmter Weise zu charakterisieren, dann ist der Zeitpunkt gekommen, neue Begriffe zu formen. Es sind vor allem die von uns wiederholt erwähnten bedingten Reflexe, die wegen der Beteiligung zahlreicher Bahnen und Zentren und vor allem wegen des Hineingreifens psychischen Geschehens von manchen Forschern aus der Reihe der Reflexvorgänge herausgelöst und für sich betrachtet werden. Zur Zeit liegt kein Anlaß vor, diesem Bestreben Vorschub zu leisten. Es sind dazu unsere Kenntnisse über die jeden Reflexvorgang begleitenden Geschehnisse vor allem in ihren quantitativen Auswirkungen zu gering.

Ebensowenig fruchtbar, wie das Bestreben, eine möglichst eng begrenzte Definition für Reflexe aufzufinden, ist der Versuch, die Frage zu entscheiden, welche Anteile des Zentralnervensystems Sitz des Bewußtseins sind. Man hat von einer Rückenmarksseele gesprochen![1]) Es wird von einem Menschen berichtet[2]), bei dem das Rückenmark quer durchtrennt war, und der während der Untersuchung der Beine auf Reflexe lachte, als er sah, wie auf das Einstechen einer Nadel das betreffende Bein zuckte. Diese Beobachtung führte zu dem Ausspruche: das Großhirn lachte, während das Rückenmark weinte! Das erstere bekam keine Nachrichten. Es kam infolgedessen zu keiner Schmerzempfindung, während dem in Verbindung mit den Beinnerven stehenden Rückenmarksanteil Erregungen zugeleitet wurden. Wir wissen, daß Ausdeutungen, wie sie in dem erwähnten Ausspruch zur Geltung kommen, weder beweisbar, noch auch widerlegbar sind. Solange wir das Bewußtsein nicht auf Grund naturwissenschaftlicher Erkenntnis definieren können — ob das je möglich sein wird, d. h. ob ihm nicht ganz und gar andere Vorgänge zugrunde liegen, als wir von ihrem Boden aus anzunehmen geneigt sind, wissen wir nicht —, fördert es unsere Kenntnisse nicht, wenn wir Unbekanntes in den Mittelpunkt unserer Darlegungen stellen.

Besonders reizvoll ist es, dem Erscheinen der Reflexe in der Organismenwelt und in der Entwicklung des einzelnen Lebewesens nachzugehen. Wann treten z. B. bei uns zum erstenmal Reflexvorgänge auf? Es ist geglückt, bei

---

[1]) Vgl. hierzu *A. W. Volkmann:* Arch. f. (Anat. u.) Pysiol. 22 (1838). — *E. Pflüger:* Die sensorischen Funktionen des Rückenmarks der Wirbeltiere nebst einer neuen Lehre über die Leitungsgesetze der Reflexionen. Berlin 1853. — *J. Steiner:* Sitzungsber. d. Berliner Akad. 1. 495, 541 (1886). — [2]) Schon *Marshall Hall* (Memoirs of the nervous system. London 1837. Übersetzt von *Kueschner.* Marburg 1840, und Über die Krankheiten und Störungen des Nervensystems, übersetzt von *Fr. J. Behrend.* Leipzig 267 [1842]) beschreibt einen solchen Fall.

Föten von Tieren[1]) und von Menschen[2]) Studien über Reflexvorgänge in verschiedenen Altersstufen durchzuführen und auf diesem Wege unseren Einblick in die Entwicklung zahlreicher Reflexe zu erweitern. Es gibt ohne Zweifel im Werden jedes tierischen Organismus und auch des Menschen eine Periode, in der zwar Muskelgewebe vorhanden ist, jedoch noch die Verbindung mit dem Nervensystem fehlt. Seine Eigenschaft, erregbar zu sein, führt bei der Einwirkung von Reizen zu Kontraktionen. Fernwirkungen fehlen noch, d. h. es kommen nur Reize in Frage, die im Muskelgewebe selbst im Anschluß an Stoffwechselvorgänge und insbesondere an den Gaswechsel entstehen oder aber von der unmittelbaren Umgebung ausgehen. Etwa zwei Monate alte Föten des Menschen — sie sind 4 bis 5 *cm* lang — sind bereits im Besitz der Verbindung des Muskelgewebes mit dem Nervensystem. Sie zeigen schon deutliche Reflexvorgänge. Sie sind noch unbeständig und labil und ferner dadurch ausgezeichnet, daß auf Reize eine Ausbreitung der Reflexe stattfindet, d. h. es fehlt noch die enger begrenzte Lokalisation. Der Fötus schwimmt im körperwarmen Fruchtwasser. Im wesentlichen reagiert er auf Reize, die in seinem Inneren entstehen — Kohlensäureanhäufung, bestimmte Stoffwechselzwischenprodukte, sehr bald auch Inkretstoffe, vielleicht auch solche, die ihm vom mütterlichen Organismus durch die Plazenta übermittelt werden; ferner können auch durch das Wachstum Spannungen u. s. w. entstehen, die gleichfalls als Reiz wirken können —, während von außen her einwirkende Reize seltener sind. Lageveränderungen einzelner Körperteile, wie des Kopfes, der Extremitäten, führen zu bestimmten Reaktionen und Beeinflussungen des übrigen Körpers.

Mit der Weiterentwicklung des Fötus kommt es zur Ausbildung von propriozeptiven Reizen. Diesen kommt ohne Zweifel in der Ausbildung fester, umgrenzter Reflexvorgänge eine sehr große Bedeutung zu. Es wiederholt sich der gleiche Vorgang auf der gleichen Bahn unter Beanspruchung des gleichen Zentrums bzw. der gleichen Zentren immer wieder. So bilden sich ganz bestimmte Beziehungen zwischen jenen Sinneszellen, die den Reiz empfangen, und bestimmten zentralen Anteilen des Nervensystems aus. Mehr und mehr tritt die Neigung der Irradiation der Reflexe über den ganzen Körper zurück, ohne sich jedoch zunächst ganz zu verlieren. Frühzeitig läßt sich auch der Einfluß des Labyrinthes feststellen. Ferner beobachtet man Erscheinungen, die offenbar Vorläufer des Saug- und Schluckreflexes sind. Berührt man die Lippen oder die Zunge des Fötus, dann erfolgt reflektorisch Mundschluß. Er kann auch vom Kinn und den Wangen ausgelöst werden.

---

[1]) Vgl. hierzu u. a. *Preyer:* Spezielle Physiologie des Embryos. Griebens, Leipzig 1885. — *Zuntz: Pflügers* Archiv. **14**. 605 (1877). — *C. v. Monakow:* Aufbau und Lokalisation der Bewegungen. Arbeiten aus dem hirnanat. Institut, Zürich. **5** (1911). — *T. Graham Brown:* J. of physiol. **48**. 18 (1914). — *Wintrebert:* C. r. de l'acad. des sc. **165** (1917); **171**. 1082, 1086 (1920); C. r. de la soc. de biol. **78**. 1391, 1467 (1920); **83**. 1212 (1920). — [2]) *M. Minkowski:* Revue neurol. **28**. II. 1106, 1235 (1921); Schweiz. med. Wochenschr. **52**. 721, 751 (1922). — Vgl. vor allem: Zum gegenwärtigen Stand der Lehre von den Reflexen. Orell Füssli, Zürich, Leipzig, Berlin 1925. — Vgl. auch *M. Bolaffio* u. *G. Artom:* Arch. di scienze biol. **5**. 457 (1924).

Wann jene Reflexe wirksam werden, die Inkretions-, Sekretions- und Exkretionsorgane in Tätigkeit versetzen, ist begreiflicherweise schwer feststellbar. Frühzeitig sind gewiß auch jene unter der Herrschaft des Nervus sympathicus und parasympathicus stehenden Geschehnisse im Gang, die der glatten Muskulatur zugeführten Impulsen, ausgelöst von inneren Reizen, ihre Auslösung verdanken (Gefäßreflexe, Bewegungen von Anteilen des Darmkanales u. s. w.).

Je älter der Fötus wird, um so mehr bilden sich bestimmte Reflexe aus. Es ist besonders reizvoll, zu erforschen, inwiefern es sich um ererbtes Geschehen handelt, das Hand in Hand mit der Entwicklung der in Betracht kommenden Bahnen und Zentren geht, und inwieweit dabei bestimmte Reize „bahnend" wirken und in ihrer Wiederholung zu Vorgängen führen, die innerhalb der beanspruchten Anteile des Nervensystems gesetz- und zwangsmäßig zum Ablauf kommen. Wir erinnern uns dabei an die Erlernung des Sprechens, des Lesens und Schreibens[1]). Wir erfuhren, daß alle diese Errungenschaften des Menschen zu ihrer Ausbildung bestimmter Voraussetzungen bedürfen. Es entwickeln sich Beziehungen bestimmter Art vom akustischen Wahrnehmungszentrum zum zugehörigen Wortklangbildzentrum und von diesem zu jenem Zentrum, von dem aus jene fein eingestellten Innervationsimpulse zu den am Sprechen beteiligten Muskeln ausgesandt werden. In entsprechender Weise bilden sich festgefügte Beziehungen aus, die den Vorgang des Lesens und Schreibens beherrschen. Ganz besonders fesselt unser Interesse die Möglichkeit, im Laufe des Lebens neues zwangsläufiges Geschehen innerhalb des Nervensystems zur Auslösung zu bringen. Es sei in dieser Beziehung an die Hervorrufung bedingter Reflexe erinnert. Weshalb sollte nicht ein großer Teil der Reflexe während der Entwicklung von bestimmten Reizen aus zur Ausbildung gelangen? Auf alle Fälle bemerken wir, wie beim menschlichen Fötus mehr und mehr alle jene Reflexarten in Erscheinung treten, die wir in der Tierreihe anzutreffen gewohnt sind. Wir erkennen Reflexvorgänge, die auf die gereizte Extremität beschränkt bleiben, und solche, die auf die gleichartige der anderen Seite übergreifen (gekreuzte Reflexe). Ferner beobachten wir solche, die sich von einer hinteren Extremität auf eine vordere oder umgekehrt ausbreiten. Es kann hierbei eine gleichseitige oder eine auf der anderen Körperseite befindliche Extremität in Tätigkeit versetzt werden. Es kann ferner beim gekreuzten Reflex eine gleichsinnige Bewegung zur Auslösung kommen oder eine entgegengesetzte, so daß jede Extremität alternierend eine bestimmte Stellung einnimmt. Wir sehen Abwehrreflexe vor uns und auch solche, die bereits Fortbewegungsreflexen entsprechen. Schon ein Fötus von 19 *cm* Länge (vier Monate alt) zeigte bei Reizung des einen Fußes eine Bewegung der gekreuzten Hand. Zunächst sind diese Bewegungsvorgänge noch sehr mangelhaft koordiniert. Im erwähnten Alter läßt sich ferner beim Fötus bereits deutlich die Erscheinung der antagonistischen Innervation nachweisen! Das ist besonders bedeutungsvoll. Ferner zeigen sich Beziehungen der Kopfhaltung zum Tonus der Gliedmaßenmuskulatur. Es bilden sich

[1]) Vgl. hierzu Physiologie III, Vorlesung 14.

jene Reflexe heraus, die wir seinerzeit unter der Bezeichnung Stellungsreflexe eingehend kennengelernt haben.

Ganz besonders interessant ist es, zu verfolgen, wie sich zu den rein spinalen Reflexen mehr und mehr solche gesellen, an deren Durchführung höhergelegene Anteile des Zentralnervensystems beteiligt sind. Sehr frühzeitig machen sich die Labyrinthsinnesorgane geltend. Sehr bedeutungsvoll ist die folgende Beobachtung. Der Fußsohlenreflex[1]) ist im 3. und 4. Monat noch rein spinal bedingt. Er hat sowohl eine Bewegung des Fußes nach oben als nach unten zur Folge. Die erstere überwiegt. Im Alter vom 4—6 Monaten gesellt sich ein tegmentaler Anteil zu dem den Fußsohlenreflex beherrschenden Reflexsystem hinzu. Es hat dies zur Folge, daß die Dorsalbewegung gegenüber der plantaren mehr und mehr in den Vordergrund tritt[2]). Es lassen sich weiterhin Einflüsse des Kleinhirns, des Mittelhirns, der Basalganglien und endlich der Großhirnrinde auf Reflexvorgänge feststellen.

Im Augenblick der Geburt treten Reflexarten in volle Funktion, die bereits innerhalb des Uterus in geringem Umfange betätigt worden sind[3]). Es gilt dies für jene Mechanismen, die die Atmung beherrschen. Es besteht wohl kaum ein Zweifel mehr, daß vor der Geburt bereits Atembewegungen, wenn auch rudimentärer Art, vorkommen[4]). Der Saugreflex, ferner das Lutschen und das reflektorische Schreien stellen sich im Anschluß an die Geburt sofort in voller Funktion ein. Nun beginnt in stufenweisem Aufbau die Entwicklung jener komplizierten Reflexmechanismen, die die Haltung, das Stehen und Gehen beherrschen. Immer weitere Gebiete des gesamten Nervensystems werden in den Dienst der statischen und dynamischen Beherrschung der Skelettmuskulatur gestellt. Zu den propriozeptiven Reizen treten solche, die bestimmten Hautsinnesorganen entstammen, und ferner machen sich Erregungen geltend, die vom Licht- und Schallsinnesorgan ausgehen. Immer größeren Einfluß gewinnt die Großhirnrinde und vor allem macht sich das kortiko-spinale System in Gestalt der Pyramidenbahn geltend. Es wird unter Kontrolle mehrerer Sinnesorgane eine bestimmte Körperstellung eingenommen. Es kommt mehr und mehr zu einer Aneinanderreihung von Einzelbewegungen in bestimmter Ordnung. Wir erleben fortwährend, wie wir das schon S. 404 mitgeteilt haben, wie der Säugling über einen Aufstehmechanismus, den wir auch beim Vierfüßer vorfinden, zu einem solchen gelangt, der für den Menschen charakteristisch ist. Es ist ein weiter Weg zurückzulegen, bis die Entwicklung so weit fortgeschritten ist. Erst im vierten bis fünften Lebensjahr kommt das symmetrische Aufstehen zur vollen Ausbildung. Interessant ist auch, daß unter dem Einfluß der Großhirnrinde der Fuß-

---

[1]) Vgl. seine phylogenetische Bedeutung bei *G. de M. Rudolf:* J. de neurol. a. psychopathol. **2.** 337 (1922). — [2]) *H. Bersot:* Schweiz. Arch. f. Neur. u. Psych. **7.** 212 (1920); **8.** 47 (1921). — *W. M. Feldmann:* Brit. j. of children. **18.** 24 (1921). — *F. de Angelis:* Pediatria. **30.** 1107 (1922). — *M. Minkowski:* Schweiz. Arch. f. Neur. u. Psych. **13.** 475 (1923). — [3]) *F. Ahlfeld:* Beiträge zur Lehre vom Übergang der intrauterinen Atmung zur extrauterinen. Elwert, Marburg 1891; Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäk. **21.** 143 (1905). — [4]) Vgl. z. B. *M. Sherman* u. *J. C. Sherman:* J. of comp. psychol. **5.** 53 (1925).

sohlenreflex vom ersten bis zum zweiten Lebensjahr an den plantaren Charakter annimmt und ferner eine örtliche Anpassung an die gerade gereizte Stelle der Fußsohle aufweist. Auch bei anderen Reflexen — Bauchdecken- und Kremasterreflex — macht sich die Mitwirkung der Großhirnrinde bemerkbar.

Wir haben hervorgehoben, daß beim Fötus zunächst auf Reize eine Ausdehnung des ausgelösten Erregungszustandes auf weite Körpergebiete stattfindet. Im Laufe der Entwicklung kommt es dann mehr und mehr zu einer Festlegung des Erfolges bestimmter Reize auf ein bestimmtes System von Anteilen des Nervengewebes. Es bildet sich der Reflexbogen aus. Unter diesem dürfen wir uns nicht einen bestimmten Typus von Beziehungen zwischen dem sensiblen und dem motorischen Anteil jener Einrichtung vorstellen, die den Reflexvorgang zur Durchführung bringt, vielmehr handelt es sich um mehr oder weniger komplizierte Beziehungen mannigfaltiger Zentren mittels zugehöriger Bahnen. Die einfachste Einrichtung haben wir bei den Eigenreflexen kennengelernt. Bei den zusammengesetzten bzw. koordinierten Reflexen sind viel mehr Anteile des Nervensystems beteiligt. Uns interessiert hier die Frage, ob der Umstand, daß der einzelne Reflexvorgang sich in weiten Gebieten auswirken kann — es sei z. B. an die umfassenden Tonusbeeinflussungen erinnert —, in Beziehung zu der beim Fötus — wenigstens in der ersten Zeit — in so hohem Maße vorhandenen Erscheinung der Ausbreitung von Erregungen steht. Man könnte daran denken, daß jene Einflüsse, die sich nicht unmittelbar in einem von außen bemerkbaren Geschehen auswirken, eine Bereitschaftseinstellung bedeuten. Es wird ein Vorgang ausgelöst, der jene Gebiete des Nervensystems oder die diesem angeschlossenen Erfolgszellen — Muskel- oder Drüsenzellen — so vorbereitet, daß im Falle einer Beanspruchung sofort eine bestimmte Funktion zur Durchführung kommen kann. In diesem Sinne haben wir gewiß oft bei scheinbar isoliertem Geschehen innerhalb des Nervengewebes Auswirkungen, die viel weitere Gebiete des Organismus umfassen, als wir gemeinhin annehmen. Es sind zahlreiche Funktionen mittelbar und unmittelbar miteinander verknüpft, und zwar auch solche, die scheinbar nicht in Beziehung zueinander stehen. Wird in einer Extremität ein bestimmter Reflexvorgang ausgelöst, so macht sich der hervorgerufene Erregungsvorgang auch in anderen Teilen des Körpers geltend. Es wird dies offenbar, wenn besondere Bedingungen, wie z. B. besonders starke Reize, gegeben sind. Nicht unerwähnt wollen wir lassen, daß das sympathische und parasympathische Nervensystem in besonders hohem Maße auf die Ausbreitung von Erregungen auf weite Gebiete eingestellt ist und höchstwahrscheinlich insbesondere bei Bereitschaftseinstellungen vielfach beteiligt ist.

Das Studium des Ausbaues der einzelnen Reflexvorgänge und vor allem die Feststellung des Eingreifens von übergeordneten Zentren ermöglicht es uns, Störungen im Ablauf bestimmter Reflexvorgänge von im höchsten Maße interessanten Gesichtspunkten aus zu betrachten[1]). Der Ausfall von Funktionen bestimmter Anteile

[1]) Vgl. hierzu u. a. *Henry Head:* Psychiatr. en neurol. bladen. 13 (1922).

des Zentralnervensystems hat zur Folge, daß mancherlei Einflüsse auf bestimmte Reflexe in Wegfall kommen. Derartige Fälle führen zu der Frage, welchen Anteil das ausgeschaltete Gebiet des Nervensystems auf die Durchführung von Reflexen hatte. Im idealsten Falle erleben wir die Entwicklung der Reflexe in umgekehrter Richtung. Errungenschaften, die mit der Ausbildung und der Infunktionsnahme höherer Anteile des Zentralnervensystems zutage getreten sind, gehen verloren, und es sinkt das betreffende Individuum auf eine tiefere Entwicklungsstufe zurück. Es sei in dieser Beziehung an das erinnert, was wir seinerzeit über die Entwicklung des Mechanismus des Aufstehens beim Kinde mitgeteilt haben (vgl. S. 404). Ergeben sich Störungen innerhalb jener Systeme, die die endgültige Form desselben zur Ausbildung gebracht haben, dann kommen bei erwachsenen Personen wieder Formen des Aufrichtens des Körpers zum Vorschein, die wir bei Kindern in den ersten Lebensjahren antreffen. Nun ereignet sich aus naheliegenden Gründen selten eine auf ein bestimmtes System beschränkte Störung innerhalb des Zentralnervensystems. Der Anlaß der Ausfallserscheinungen — eine Blutung, die Verstopfung einer Hirnarterie durch einen Embolus, eine Geschwulst oder Verletzungen — bedingt, daß zumeist eine ganze Reihe von mit bestimmten Funktionen betrauten Gebieten desselben in Mitleidenschaft gezogen sind. Jeder einzelne Fall dieser Art zeigt Besonderheiten und fesselt daher unser Interesse, gilt es doch, nicht nur die groben Ausfallserscheinungen festzustellen, sondern in sorgsamster Weise aufzuklären, was darüber hinaus an feineren Regulationen von Reflexvorgängen ausgelöscht ist. Wir werden noch erfahren, daß es insbesondere Großhirnrindenanteile, aber auch subkortikale Gebiete sind, die auf zahlreiche Reflexe bestimmend einwirken und vor allem ihren Ablauf den vorhandenen Anforderungen an den Organismus anpassen. Wir haben schon erfahren, daß nicht alle Reize, auch dann, wenn sie an und für sich die Reizschwelle erreicht oder überschritten haben, zur Auslösung eines Reflexvorganges führen. Innerhalb jener Anteile des Nervengewebes, die dem Reflexbogen angehören, kann es zu funktionellen Veränderungen kommen, die die Weiterleitung der Erregung und damit den Erfolg des Reizes verhindern. Vor allem ist es das Großhirn und insbesondere sein Rindengebiet, von dem aus Reflexvorgänge unterdrückt werden können. Dadurch wird verhindert, daß sich Reize aller Art in unkontrollierbarer Weise auswirken können. Sobald dieser regelnde Einfluß wegfällt, kommt es nach Überwindung der ersten Folgen der den Funktionsausfall bedingenden Störungen zu zahlreichen regellosen Reflexabläufen. Dieses Stadium kann im Laufe der Zeit einem anderen Platz machen, in dem in gewissem Sinne auf neuer Basis verbliebene Teilfunktionen wieder in geordneter Weise zusammenklingen[1]). So stellt dem Arzte, der als Forscher an die Kranken herantritt, jeder einzelne Fall von Störungen im Gebiete des Zentralnervensystems eine Fülle von Fragen. Immer weiter wird unser Blick und damit die Möglichkeit einer eindeutigen Beantwortung. Wir

[1]) Vgl. hierzu *M. Minkowski:* l. c. Zitat [2]), S. 450. Hier finden sich weitere Literaturhinweise.

bleiben nicht beim augenblicklich festgestellten Stand der Ausfallserscheinungen haften, vielmehr verfolgen wir ihr Verhalten in der folgenden Zeit mit angespanntestem Interesse. Wir vergleichen dabei das Untersuchungsergebnis nicht allein mit den Funktionen, wie sie vor Eintritt der Schädigung bestanden haben, vielmehr lassen wir vor unseren Augen den ganzen Aufbau der Reflexfunktionen von den ersten Tagen der Entwicklung des Foetus an sich entrollen, und überlegen dabei, ob nicht im Ablauf einzelner Reflexe sich der Ausfall von Gebieten des Zentralnervensystems geltend macht, die diese im normalen Zustand des Organismus in charakteristischer Weise beeinflußt haben. Gewiß stoßen wir bei derartigen Betrachtungen auf Erscheinungen, die einem Abbau von Reflexvorgängen auf eine niedere Stufe der Entwicklung entsprechen.

Vorlesung 18.

Die Skelettmuskulatur als Erfolgsorgan bei Reflexvorgängen

(Fortsetzung).

Die zusammengesetzten, koordinierte Bewegungen auslösenden Reflexe. Reflexbeeinflussungen. Hemmungs- und Bahnungserscheinungen. Reflexumkehr.

Wir wollen zunächst an Hand einiger Beispiele Reflexvorgänge schildern, angefangen von einfacheren Fällen bis zu den kompliziertesten, bei denen nicht, wie bei den Eigenreflexen, nur ein einzelner Muskel beeinflußt wird, und zwar derjenige, von dem aus der Reiz ausgegangen ist, vielmehr Muskelgruppen in Tätigkeit versetzt werden. Alle diese Reflexe sind „Fremdreflexe" genannt worden. Diese Bezeichnung ist nicht sehr glücklich gewählt, weil sich mit ihr leicht Vorstellungen verknüpfen, die unzutreffend sind. Es handelt sich bei ihnen nicht um etwas „Fremdartiges", vielmehr soll durch die Bezeichnung „Fremdreflexe" zum Ausdruck kommen, daß nicht, wie beim Eigenreflex, Auslösung und Auswirkung des Reflexes auf ein und denselben Muskel beschränkt sind, vielmehr findet der erstere Vorgang an einer ganz anderen Stelle statt — zumeist ist es die Haut, soweit zerebrale und zerebrospinale Systeme in Betracht kommen, die gereizt wird —, und die ausgelöste Bewegung ist durch die Tätigkeit von mehreren Muskeln bedingt. Wir wollen sie als zusammengesetzte Reflexe den einfachen gegenüberstellen. Zu den letzteren gehören die Eigenreflexe und vielleicht manche innerhalb des sympathischen und parasympathischen Nervensystems sich abspielende oder doch unter ihrer Beteiligung — wobei sie den motorischen Anteil des Reflexbogens stellen — zustande kommende Reflexe (vgl. hierzu das S. 433 über Axonreflexe Gesagte). Alle Reflexvorgänge, bei denen die auf einen Reiz irgendwelcher Art sich ausbildende Erregung einer Vielheit von Muskeln übermittelt wird, wodurch es unter gewöhnlichen Verhältnissen zu koordinierten Bewegungen kommt, seien in die Gruppe der zusammengesetzten Reflexe eingeordnet. Unter Umständen kann es freilich zu einem „Reflexkrampf", d. h. zu einer zahlreiche Muskeln umfassenden, unkoordinierten Kontraktion kommen, jedoch handelt es sich dabei um Geschehnisse, die nicht normalen Verhältnissen entsprechen. Wir wollen bei der Darstellung der zusammengesetzten Reflexvorgänge zunächst jene Reflexarten, an deren Zustandekommen sympathische und parasympathische Anteile des Nervensystems

durch Stellung des Reflexbogens bzw. eines Teiles desselben beteiligt sind, außer Betracht lassen. Wir kommen auf solche bei der Besprechung der bedingten Reflexe zurück. Im übrigen haben wir innerhalb der genannten Systeme ablaufende Reflexvorgänge bereits in reicher Fülle bei der Besprechung der Funktionen der glatten Muskulatur, des Herzmuskels, der Inkretions-, Sekretions- und Exkretionsorgane kennengelernt. Auch bei der Schilderung der zusammengesetzten Reflexe, die das zerebrale und spinale Nervensystem betreffen, werden wir fortlaufend auf Geschehnisse stoßen, denen wir bereits begegnet sind. Haben wir doch bei der Schilderung der Funktionen der Sinnesorgane und bei der Betrachtung ihrer Bedeutung vielfach bestimmter Reflexvorgänge gedacht. Es sei z. B. an den Lidreflex erinnert und auf den Nies-, Husten- u. s. w. -reflex hingewiesen. Weiterhin haben wir in großer Anzahl Reflexvorgänge zum Teil sehr komplizierter Natur kennengelernt, als wir uns über die Funktion des Labyrinthes unterhielten. Es sei z. B. an die Stellreflexe erinnert. Endlich haben wir bereits erfahren, daß das großhirnlose Tier noch stehen und gehen kann. Es handelt sich an dieser Stelle nicht um eine erschöpfende Darstellung der bei den verschiedensten Leistungen des Organismus in Erscheinung tretenden zusammengesetzten Reflexe, vielmehr wollen wir das von ihnen hervorheben, was sie charakterisiert. Zum großen Teil sind wir bei der Gegenüberstellung der an den Eigenreflexen erhobenen Befunde und der den übrigen Reflexarten eigenen Erscheinungen schon auf die Besonderheiten der letzteren eingegangen[1]).

Damit wir rasch im Bilde sind, wollen wir einige in diese Gruppe von Reflexvorgängen hineingehörende Reflexe kurz schildern. Wir wollen uns dabei zunächst an Versuche halten, die an der Wiege der Erforschung dieses so wichtigen Anteils des gesamten Geschehens in unserem Organismus gestanden haben. Es handelt sich vor allem um den experimentellen Beweis einer seit *Descartes* ausgesprochenen Vermutung, daß nämlich das Rückenmark an der Durchführung von Reflexvorgängen einen bedeutsamen Anteil habe[2]). Einerseits wurde nachgewiesen, daß ein Segment desselben genügt, um Reflexphänomene zum Ablauf zu bringen, und dann wurde dargetan, daß beim geköpften Frosche die durch Reize, wie z. B. Stechen, zur Auslösung kommenden Bewegungen aufhören, sobald das Rückenmark vollständig zerstört ist. Der letztere Versuch bewies, daß für den genannten Reflexvorgang nicht, wie man vielfach angenommen hatte, periphere Anteile des Nervensystems allein in Betracht kommen.

---

[1]) Vgl. hierzu u. a. auch *E. Trömmer:* Zbl. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **44.** 785 (1926). — [2]) Vgl. hierzu *Stephen Hales:* Statical essays containing haemostatics etc. London 1740. — *R. Whytt:* An essay on the vital and other involuntary motions of animals. Edinburgh 1751; Observations on the sensibility and irritability of the parts of men and other animals. Edinburgh 1764. — The work of *Robert Whytt,* published by his son. Edinburgh 1868. — *Robert Whytt* kannte zahlreiche Reflexvorgänge und hatte über ihr Zustandekommen klare Vorstellungen. Vgl. hierzu auch *C. Eckhard:* Eckhards Beitr. z. Anat. u. Physiol. **9.** 29 (1881). Hier findet sich eine kritische Darstellung der Entwicklung der Reflexlehre. Vgl. ferner *T. Graham Brown:* Ergebnisse der Physiol. (herausgegeben von *Asher-Spiro*) **13.** 290 ff. (1913).

Bald folgten Beobachtungen an anderen Tierarten — die ersten Versuche sind an Fröschen ausgeführt worden — und vor allem auch an Warmblütern und ferner an menschlichen Anenzephalen. So wurde z. B. beobachtet, daß nach erfolgter Köpfung einer Katze einerseits am abgeschnittenen Kopf durch Kneifen Bewegungen der Ohrmuscheln zustande kommen, und ferner der von ihm isolierte übrige Körper auf Reize ebenfalls mit Bewegungen antwortet. So wurde z. B. das Bein angezogen, als der Fuß mit einem heißen Eisen berührt wurde. An Anenzephalen wurden zahlreiche Bewegungsvorgänge beobachtet, die Reflexvorgängen entsprachen, so Saugen, Schlucken, Entleeren von Harn und Kot, Anziehen der Extremitäten auf Reize u. s. w.[1]). Besonders großes Aufsehen erregte die Entdeckung, deren wir bereits eingehend gedacht haben, daß in der Medulla oblongata eine Stelle vorhanden ist, von der aus die Atemtätigkeit unterhalten wird[2]). Einen weiteren sehr bedeutungsvollen Fortschritt in der Reflexlehre bedeutete die Erkenntnis der besonderen Funktion der vorderen und hinteren Wurzeln[3]). Dazu kam dann noch die Feststellung, daß die graue Substanz des Rückenmarks den Übergang der Erregung von der sensiblen zur motorischen Bahn vermittelt[4]). Damit war erkannt, daß dem Rückenmark neben der Funktion mittels seiner zahlreichen Nervenfasern der Leitung von Erregungen zu dienen, diejenige eines Zentralorganes zukommt. Es folgten dann Beobachtungen, die zu den Begriffen Reflexerregbarkeit[5]), Reflexzeit, Reflexhemmung[6]), Summation der Reize[7]), führten. Besonders bedeutungsvoll war ferner der Befund, wonach der Kontraktion eines Muskels in der Regel die Erschlaffung des Antagonisten beigesellt ist[8]).

Zahlreiche Erscheinungen, die den zusammengesetzten Reflexen eigen sind, lassen sich am geköpften Frosche beobachten. Zunächst bemerkt man, daß unmittelbar nach erfolgter Entfernung des Kopfes — oder von sonstigen Eingriffen im Zentralnervensystem — die Reflexerregbarkeit stark gehemmt bis aufgehoben ist. Man hat von einem Shockzustand gesprochen[9]). Es ist bis jetzt nicht geglückt,

---

[1]) Vgl. hierzu *Lallemand:* Inaug.-Diss. Paris 1818. — *B. Blane:* Select dissertations on several subjects of medical science. London 1822. — Vgl. auch *B. Brouwer:* Zbl. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **32.** 164 (1916). — [2]) Vgl. Physiologie 2, S. 393; Literatur vgl. S. 394. — [3]) Vgl. diesen Band S. 3. — [4]) *R. D. Grainger:* Observations on the structure and functions of the spinal cord. London 1837. — [5]) Vgl. hierzu *L. Türck:* Z. d. k. k. Gesellsch. d. Ärzte zu Wien. **7.** 189 (1851). — [6]) *J. Setschenow:* Physiol. Studien über die Hemmungsmechanismen für die Reflextätigkeit des Rückenmarks im Gehirn des Frosches. A. Hirschwald, Berlin 1863. — *F. Goltz:* Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches. Berlin 1869. — *M. E. G. Schrader: Pflügers* Archiv. **41.** 75 (1887). — [7]) *J. Setschenow:* Über die elektrische und chemische Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches. Graz 1868. — [8]) *C. S. Sherrington:* Proceed. of the royal soc. of London. **52.** 556 (1893); **53.** 407 (1893); **60.** 414 (1897). — *C. S. Sherrington* u. *H. E. Hering:* Proceed. of the royal soc. of London. **62.** 183 (1897). — *C. S. Sherrington:* Ebenda. **66.** 66 (1900); **76** (B). 160, 269 (1905); **77** (B). 478 (1906); **79** (B). 337 (1907); **80** (B). 53, 552 (1908); **81** (B). 249 (1909); The integrative action of the nervous system. London 1906; vgl. auch Ergebnisse der Physiologie (herausgegeben von *Asher-Spiro*). **4.** 797 (1905). — [9]) Vgl. hierzu *C. S. Sherrington:* Philosoph. transactions of the roy. soc. of London. **190.** 133 (1898). — Vgl. auch *G. H. Groeningen:* Über den Shock. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1885. Hier finden sich historische Hinweise. — Vgl. u. a. auch

für sein Wesen eine über theoretische Erwägungen hinausgehende Erklärung zu geben. Der außerordentlich starke Reiz, den jeder experimentelle Eingriff der genannten Art bedingt — übrigens beobachtet man auch mehr oder weniger schwere Shockerscheinungen bzw. Fernwirkungen bei Blutungen im Gebiete des Zentralnervensystems oder bei Verlegung von Gefäßgebieten durch Embolie — Zustandsänderungen, die der Durchführung der Funktionen der betroffenen Anteile des Nervensystems hinderlich sind. Welcher Art jene sind, ist zur Zeit unbekannt. Nach und nach tritt Erholung ein. Nunmehr bemerken wir, daß Reize viel regelmäßiger zu einem Erfolg führen, als es beim nicht des Gehirns beraubten Tier der Fall ist. So löst das Streichen des Rückens eines enthirnten Frosches regelmäßig den Quakreflex aus[1]). Das im Besitz seines Gehirnes befindliche Tier läßt sich dagegen beim gleichen Reiz nicht immer zum Quaken bringen. Nur ab und zu ist ein Reiz von einem Erfolg begleitet. Es sei hier gleich der wichtigen Beobachtung gedacht, daß durch Reizung von Anteilen des Gehirns Reflexe gehemmt werden können.

Wird bei einem enthirnten Frosche die Haut eines Hinterbeines z. B. durch Kneifen gereizt, und zwar in geringem, jedoch ausreichendem Ausmaße, dann bemerkt man, daß das Bein an den Körper angezogen wird[2]). War der Reiz stärker, dann erfolgt auch eine entsprechende Bewegung des anderen Beines. Bei noch stärkeren Reizen zeigen auch die vorderen Extremitäten Bewegungen. Wird der Frosch nicht festgehalten, z. B. am Unterkiefer aufgehängt, dann hüpft er bei etwas stärkeren Reizen davon. Man hat von Abwehr- und Fluchtreflexen gesprochen. Bringt man auf den unteren Teil des Rückens etwas Säure, dann wird in sehr geschickter Weise der Versuch unternommen, diese mittels der hinteren Extremitäten zu entfernen. Es löst der Hautreiz Innervationen bestimmter Muskeln aus, als deren Ergebnis jene Abwehrbewegungen zu betrachten sind. Man hat diesen Reflexvorgang Wischreflex genannt[3]). Ist der ausgeübte Reiz sehr stark, dann kommt es an Stelle der koordinierten Bewegungen zu solchen unkoordinierter Art (Krämpfe).

Betrachten wir die geschilderten Feststellungen genauer, dann drängt sich uns die folgende Vorstellung auf. Bei mäßigem Reiz bleibt die Erregung innerhalb des Rückenmarks auf bestimmte Gebiete beschränkt. Von der gereizten Stelle aus wird die Erregung in der zugehörigen sensiblen Bahn dem Rückenmark zugeführt. Sie geht in ihm auf eine Reihe von motorischen Vorderhornzellen über. Die Folge davon ist dann eine Weiterführung der Erregung zu den zugehörigen Muskeln. Als Erfolg des Reizes erkennen wir einen

---

Y. Henderson, A. L. Prince u. *H. W. Haggard:* J. of the americ. med. assoc. **69**. 965 (1917). — *W. B. Cannon:* Boston medic. and surgic. j. **176**. 859 (1917). — *J. L. Hunter* u. *N. D. Royle:* Austral. j. of exper. biol. a. med. science. **1**. 57 (1924). — [1]) *George Paton:* Edinburgh med. and surg. j. **65**. 251 (1846). — *F. Goltz:* Zbl. f. d. med. Wissensch. Nr. 45. 705 (1865); Beitr. z. Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches. Berlin 1869. — [2]) Vgl. über Hautreflexe der Amphibien (Frosch und Kröte) *S. Baglioni:* Ergebnisse der Physiologie (herausgegeben von *Asher-Spiro*). **13**. 454 (1913). Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben. — [3]) Vgl. hierzu u. a. *K. Wachholder:* Z. f. allg. Physiol. **19**. 91 (1921); **20**. 161 (1922).

Bewegungsvorgang. War der Reiz stärker, dann breitet sich die Erregung im Rückenmark weiter aus. Dabei spielen in der grauen Substanz befindliche Schaltzellen — oder wie man sie auch bezeichnen möge — eine bedeutsame Rolle. Sie vermitteln die Überleitung des Erregungsvorganges auf motorische Zentren der anderen Körperseite und ermöglichen ferner dessen Übergreifen auf solche, die in einem anderen Niveau des Rückenmarks liegen, als die zunächst in Erregung versetzten.

Nach dieser flüchtigen Schilderung einiger Reflexvorgänge, die wir beim enthirnten Frosche mit Regelmäßigkeit auslösen können — sie vollziehen sich übrigens in gleicher Weise auch beim normalen Tier, jedoch ist, wie schon S. 459 angeführt, der Erfolg des einzelnen Reizes kein ohne weiteres gegebener —, wollen wir zur Schilderung von Reflexvorgängen bei Warmblütern übergehen.

Besonders eingehend studiert worden ist ein in der Tierreihe weitverbreiteter Reflexvorgang, nämlich der Kratzreflex[1]). Er wird durch Reize hervorgerufen, die die Haut an bestimmten Stellen treffen. Er vermittelt die Reinhaltung der Haut, indem durch Unreinigkeiten aller Art und insbesondere durch Ungeziefer Reize bedingt werden, die je nach der Tierart zu bestimmten Eingriffen führen, sei es, daß die Zunge, die Zähne, der Schnabel u. s. w.[2]) Verwendung finden oder aber, was uns hier besonders interessiert, die eine oder andere Extremität durch Kratzen die Ursache der Reizerzeugung angreift. Am erwähnten Reflex wollen wir kurz die Aufgaben schildern, die uns jeder in Erscheinung tretende Reflexvorgang stellt. Es gilt zunächst die Perzeptionsorgane für den ihn auslösenden Reiz festzustellen und dann von ihnen aus der Bahn zu folgen, bis zu jenen motorischen Kerngebieten im Rückenmark, von denen aus jene Muskeln innerviert werden, die bei der bestimmten Bewegung der betreffenden Extremität beteiligt sind, d. h. es gilt den Reflexbogen kennenzulernen.

Der Kratzreflex ist insbesondere beim Hunde studiert worden. Er läßt sich beim normalen Hund durch Streicheln der Abdominalhaut auslösen, und zwar wird das Bein derjenigen Körperseite zum Kratzen verwendet, auf der der Reiz erfolgt. Wird dieses festgehalten, dann wird die Kratzbewegung mit dem anderen Bein ausgeführt. Sind die Großhirnhemisphären entfernt[3]), dann ist der genannte Reflex besonders leicht auslösbar[4]). Beim Rückenmarkshund konnte ein sattelförmiges Hautareal, das über dem Rumpf und den Weichen liegt, als Gebiet festgestellt werden, von dem aus das Kratzen ausgelöst werden kann[5]). Von ihm aus verlaufen — ausgehend von den Haar-

---

[1]) Vgl. *A. Freusberg: Pflügers* Archiv. **9.** 358 (1874). — *F. Goltz: Pflügers* Archiv. **13.** 1 (1876); **14.** 412 (1877); Über die Verrichtungen des Großhirns. Bonn 1881. — *E. Gergens: Pflügers* Archiv. **14.** 340 (1877). — *J. B. Haycraft:* Brain. **12.** 516 (1890). — [2]) *T. Graham Brown:* Quart. j. of exper. physiol. **2.** 243 (1909). — [3]) Der Kratzreflex tritt auch in Narkose auf, vgl. hierzu *T. Graham Brown:* Quart. j. of exper. physiol. **2.** 243 (1909); **3.** 21 (1910. — [4]) *F. Goltz: Pflügers* Archiv. **51.** 570 (1892). — [5]) Vgl. *C. S. Sherrington:* Ergebnisse der Physiologie. **4.** 797 (1905); J. of physiol. **34.** 1 (1906); The integrative action of the nervous system. London 1906. — *R. Magnus: Pflügers* Archiv. **134.** 584 (1910). Vgl. über das in Frage kommende Areal bei Katzen: *C. S. Sherrington:* Quart. j. of exper. physiol. **3.** 213 (1910). — Beim Meerschweinchen: *T. G. Brown:* Quart. j. of exper. physiol. **2.** 243 (1909); **3.** 139 (1910).

wurzeln — sensible Bahnen, die Beziehungen zur grauen Substanz des zugehörigen Segmentes des Rückenmarks besitzen. Die in dieser liegenden Zentren werden durch ein endogenes „Neuron", dessen absteigende Bahn im Seitenstrang der gleichen Seite verläuft[1]), mit den in den unteren Anteilen des Rückenmarks liegenden motorischen Kernen, von denen aus Bahnen zu den in Frage kommenden Muskeln des Hinterbeines verlaufen, in Beziehung gebracht. Von größtem Interesse ist nun, daß im Anschluß an einen wirksamen Reiz — leises Ziehen einer Stelle der Hautoberfläche, elektrischer Reiz[2]) — eine rhythmische Bewegung der Hinterpfote erfolgt. Die Geschwindigkeit des Rhythmus ist unabhängig von derjenigen des Reizrhythmus[3]). Je nach der Lage der Hautstelle, die gereizt wird, erhält man zwar eine gleichartige Folge von Bewegungen, jedoch wird die Stellung der Extremität insofern beeinflußt, als sie an den Ort herangeführt wird, von dem aus der Reflex zur Auslösung kommt. Die einmal ausgelöste Bewegung überdauert den Reiz ganz wesentlich. Ferner ist von Wichtigkeit, daß durch eine Reihe von an und für sich unterschwelligen Reizen ein Erfolg erzielt werden kann. Es kommt die Summation der Reize zur Geltung, d. h. es hinterläßt jeder Reiz bestimmte Veränderungen, die an und für sich nicht ausreichen, um zum Erfolg zu führen, jedoch bedingen, daß ein weiterer Reiz schließlich zu jenem Zustand führt, den wir den erregten nennen (vgl. hierzu S. 170). Anstatt auf die gleiche Hautstelle eine Reihe unterschwelliger Reize einwirken zu lassen, kann man solche auch gleichzeitig auf verschiedene Perzeptionsstellen ausüben. Auch hierbei kommt es zur Auslösung des Reflexes. Weiterhin ließ sich an Hand des Kratzreflexes das Vorhandensein der von uns wiederholt erwähnten refraktären Phase[4]) nachweisen[5]) und schließlich auch zeigen, daß er z. B. durch Kneifen des Schwanzes unterdrückt werden kann. Sehr deutlich tritt beim genannten Reflex auch das S. 437 angeführte Versagen („Ermüdung") in Erscheinung. Nicht ohne weiteres verständlich ist, daß auf einen Reiz eine diesen lange Zeit überdauernde rhythmische Tätigkeit einsetzt. Handelt es sich um eine Eigentümlichkeit des zentralen Anteils des in Frage kommenden Reflexsystems, der, einmal in Erregung versetzt, mit der Aussendung rhythmischer Impulse antwortet, oder kommt ein durch fortlaufende neue Erregungen unterhaltener Vorgang in Betracht? Es ist nach allen vorliegenden Erfahrungen das letztere anzunehmen[6]). Der äußere Reiz leitet den ganzen Kratzreflex ein. Die hervorgerufene Bewegung bedingt propriozeptive Reize, die nun ihrerseits zu einer weiteren Beeinflussung bestimmter Muskelgruppen führen, und zwar wirkt sich die schon S. 29 besprochene reziproke

---

[1]) *C. S. Sherrington* u. *E. E. Laslett:* J. of physiol. **29.** 58 (1903). — [2]) *C. S. Sherrington:* J. of physiol. **31.** XVII (1904). — [3]) *C. S. Sherrington:* J. of physiol. **34.** 1 (1906). — Vgl. auch *T. Graham Brown:* Quart. j. of physiol. **2.** 243 (1909); **3.** 21 (1910). — [4]) Vgl. hierzu auch *T. Graham Brown:* Quart. j. of exper. physiol. **4.** 19 (1911). — [5]) *C. S. Sherrington:* J. of physiol. **31.** XVII (1904). — [6]) *C. S. Sherrington:* Quart. j. of exper. physiol. **3.** 213 (1910). — Vgl. auch *T. Graham Brown:* Quart. j. of exper. physiol. **4.** 19 (1911); Proceed. of the royal soc. of London. **85** (B). 278 (1912).

Innervation in zweifacher Weise aus. Es beginnt die Ausführung der Kratzbewegung mit einer Beugung des Hinterbeines. Dieser folgt die Streckung, die sofort wieder durch eine Beugung unterbrochen wird u. s. w.

Manche der geschilderten Beobachtungen führten zu einer genaueren Feststellung der ihnen zugrunde liegenden Vorgänge und vor allem wurde versucht, herauszubekommen, in welchem Anteil des Reflexbogens sie sich abspielen. So fand man, daß, wenn von einer bestimmten Stelle aus Reize, die zuvor wirksam waren, einen Erfolg vermissen lassen, von anderen Stellen aus ein solcher noch erzielbar ist. Die Sinneszellen und die angeschlossene sensible Bahn und ferner die motorische kommen für das Versagen nicht in Frage. Es kann sich nur um einen Vorgang zentraler Natur handeln, der so beeinflußt ist, daß der durch den Reiz ausgelöste Erregungsvorgang dem zugehörigen Muskel nicht übermittelt werden kann. Nun haben wir bereits erwähnt, daß zwischen jenen Stellen im Rückenmark, die von der Peripherie aus beeinflußt werden, und jenen, von denen aus es zur Innervation von Muskelgewebe kommt, ein Überleitungselement, bestehend aus einer Ganglienzelle mit den zugehörigen Fortsätzen, eingeschaltet ist. Es fragt sich nun, ob ein solches zu jedem einzelnen hier in Frage kommenden Sinnesorgan hinzugehört, oder aber, ob die von zahlreichen Stellen aus mögliche Auslösung des Kratzreflexes zentral über Bahnen verfügt, die von mehreren Zentren des Rückenmarkes Erregungsvorgänge übernehmen und weiterleiten. Zahlreiche Beobachtungen haben zu der Vorstellung geführt, daß es innerhalb jener Systeme, die einen bestimmten Reflexvorgang vermitteln, Anteile gibt, die einer ganzen Reihe von Reflexbogen zugehören. Auf der einen Seite haben wir es mit Nervenfasern zu tun, die mit bestimmten Sinneszellen in Verbindung stehen und nur von diesen aus Erregungen fortleiten und auf der anderen mit zentralen Bahnen, die von mehreren Gebieten der grauen Substanz des Rückenmarkes solche übernehmen und motorischen Kerngebieten bestimmter Art zuleiten[1]). *Sherrington*[2]), dem wir so außerordentlich viel in der Aufklärung von zusammengesetzten Reflexen verdanken, hat von einer gemeinsamen Strecke gesprochen. Ihre Ausbildung bedeutet auf der einen Seite eine Vereinfachung des ganzen Systems der Reflexvorgängen zugeordneten Einrichtungen. Auf der anderen schafft der Umstand, daß von zahlreichen Stellen herkommende Erregungen in einer Bahn weitergeleitet werden, die Möglichkeit von Beeinflussungen des einen Erregungsvorganges durch einen anderen. Vor allem wird sich der Umstand geltend machen, daß im Augenblick der Erregung die refraktäre Phase den Einfluß eines nachfolgenden Erregungvorganges auslöscht, oder aber, wenn ihr absolutes Stadium in das relative übergegangen ist, zu einem verminderten Erfolg desselben führt. In der Tat dürfte ein großer Teil

[1]) Die Feststellung, wonach nach Strychninvergiftung von einer Stelle aus die motorischen Anteile aller Reflexsysteme des Rückenmarks in Tätigkeit versetzt werden können, beweist, daß alle in Frage kommenden motorischen Vorderhornzellen von einer afferenten Bahn aus erreichbar sind. — [2]) Vgl. hierzu *C. S. Sherrington:* Ergebnisse der Physiologie (herausgegeben von *Asher-Spiro*). IV (2). 797 (1905).

von sog. Hemmungen im Gebiete von Reflexen auf die Auswirkung der refraktären Phase in der für die von verschiedenen Stellen des Rückenmarks ausgesandten Erregungen gemeinsamen Leitungsbahn zurückzuführen sein. Da nun das oben erwähnte Versagen, das nach wiederholter Ausübung von Reizen, die ein und dieselbe Hautstelle betreffen, in Erscheinung tritt, ausbleibt, sobald Sinneszellen an anderen Orten der Haut in Erregung versetzt werden, so erscheint es in diesem Falle ausgeschlossen, daß die Ursache des Ausbleibens des Reflexvorganges in einem Vorgang zu suchen ist, der die erwähnte gemeinsame Strecke betrifft, vielmehr ist anzunehmen, daß an jenem Orte eine Veränderung eingetreten ist, an dem die Erregung von der sensiblen, von der Sinneszelle kommenden Bahn auf die im Rückenmarksgrau gelegenen zentralen Anteile des Reflexsystems übergehen[1]).

Erwähnen wollen wir noch in diesem Zusammenhange, daß aus naheliegenden Gründen die Reflexzeit, und zwar insbesondere die „reine" (vgl. hierzu S. 434), je nach dem Umfang der zentral in Tätigkeit versetzten Zentren und Bahnen eine ungleich längere ist, als wir sie bei den Eigenreflexen kennengelernt haben. Einerseits kommen weitere Nervenbahnen hinzu, und dann sind auch mehr oder weniger Nervenzellen beteiligt. Es hat sich gezeigt, daß bei ein und demselben Reflexvorgang mannigfache Bedingungen von Einfluß auf die Reflexzeit sind. So ist z. B. die Reizstärke von wesentlicher Bedeutung[2]). Die Reflexzeit nimmt mit ihrer Zunahme ab, und zwar in gesetzmäßiger Weise[3]). Es spricht alles dafür, daß der Beeinflussung der Dauer der Reflexzeit ein zentraler Vorgang zugrunde liegt. Als ein Beispiel sei erwähnt, daß für den Lidreflex bei schwacher elektrischer Reizung 0·0662 Sekunden und bei starkem Reiz 0·0558 Sekunden Reflexzeit festgestellt worden ist[4]).

Die Beziehung des Ausmaßes eines Reflexvorganges zur Stärke des ihn veranlassenden Reizes hat zu mannigfachen Fragestellungen geführt. Vor allem ist geprüft worden, ob die erhobenen Befunde in Einklang mit dem S. 135 erörterten Alles-oder-Nichts-Gesetz zu bringen sind[5]). Es ist dies insofern nicht ohne weiteres der Fall, als auch dann noch, wenn nach allen Erscheinungen — Beobachtung der Erregungsströme des in Frage kommenden Nerven — sämtliche Nervenfasern im erregten Zustand sind, eine Steigerung der Stärke des Reizes seinen Erfolg vergrößert. Es ist daran gedacht worden, daß bei starken Reizen die refraktäre Periode abgekürzt werden könnte, wodurch dann mehr wirksame Erregungen in der Zeiteinheit

---

[1]) *C. S. Sherrington:* J. of physiol. **34**. 1 (1906). — [2]) *W. Baxt:* Ber. d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., math.-physik. Kl. **23**. 309 (1871). — *W. Wundt:* Unters. zur Mechanik der Nerven u. s. w. II. Abh. **16** (1876). — *J. Rosenthal:* Abhandl. d. Berliner Akad. 104 (1873); 419 (1875); Biol. Zbl. 247 (1884/85). — [3]) *P. Kauffmann* u. *W. Steinhausen: Pflügers* Archiv. **190**. 12 (1921). — [4]) *S. Exner: Pflügers* Archiv. **8**. 526 (1874). — Vgl. weitere Angaben über Reflexzeitbestimmungen bei *H. Zwaardemaker* u. *J. L. Lans:* Zbl. f. Physiol. Nr. 13 (1899). — *S. Garten: Pflügers* Archiv. **71**. 477 (1899). — *B. W. A. Jolly:* Quart. j. of exper. physiol. **13**. 289 (1923). — *C. Mayer:* Zbl. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **92**. 396 (1924). — [5]) Vgl. hierzu *T. Graham Brown:* Proceed. of the royal soc. **87**. 132 (1913). — *A. Forbes* u. *A. Gregg:* Americ. j. of physiol. **39**. 172 (1915). — *C. S. Sherrington:* Proceed. of the royal soc. **92** (B). 245 (1921). — *E. A. Adrian* u. *A. Forbes:* J. of physiol. **56**. 301 (1922). — *Alex. Forbes:* Physiol. Reviews. **2**. 386 (1922).

Einfluß auf die in Betracht kommenden zentralen Stellen des Reflexsystems erhalten würden. Wir erkennen in der Notwendigkeit der Aufstellung einer Hilfshypothese zur Erklärung des geschilderten Befundes einen schwachen Punkt in der Lehre vom Alles-oder-Nichts-Gesetz. Er fordert zu weiteren Studien über den Bereich seiner Gültigkeit auf.

Wir wollen uns nunmehr einem der schwierigsten und zugleich bedeutungsvollsten Probleme auf dem Gebiete der Reflexvorgänge zuwenden, auf das wir übrigens bereits wiederholt gestoßen sind. Es sind dies jene Erscheinungen, die Hemmungen genannt worden sind. Wir erwähnten z. B., daß der Sympathikus und der Parasympathikus bestimmte Funktionen hemmende und fördernde Einflüsse ausüben. Es sei, um ein Beispiel hervorzuheben, das besonders eingehend erforscht ist, auf die hemmende Wirkung des Parasympathikus (Vagus) auf die Herztätigkeit hingewiesen. In diesem Falle handelt es sich um die Bildung eines Stoffes unter dem Einfluß des genannten Nerven, der hemmend wirkt (vgl. S. 212). Nun treffen wir in großer Zahl auf Hemmungen, bei denen die Verhältnisse nicht so weit geklärt sind, wie bei dem gewählten Beispiel. Halten wir uns z. B. zunächst an die auf S. 459 mitgeteilte Beobachtung, wonach nach Entfernung des Großhirns der Ablauf von Reflexvorgängen ein ungehemmter wird, d. h. der einzelne Reiz führt mit großer Regelmäßigkeit zum Erfolg, sofern er stark genug ist, während bei Vordandensein des genannten Teiles des Zentralnervensystems manchem Reiz der zu erwartende Reflexvorgang nicht folgt. Wir können an uns beobachten, daß wir imstande sind, mit Willen Reflexvorgänge zu unterdrücken. Es wird z. B. ein Juckreiz ausgeübt. Es kann ihm auf dem Wege des Reflexvorganges Kratzen folgen. Wir können dieses jedoch unterlassen. Auch der Husten- und Niesreflex läßt sich — allerdings nicht immer — unterdrücken. Bei diesen beiden Reflexen spielt unzweifelhaft die Summation der Reize eine Rolle. Es kommt z. B. zur Ansammlung von etwas Schleim auf der Schleimhaut der tieferen Atemwege. Er wirkt, wenn seine Menge gering ist, als unterschwelliger Reiz. Die Fortdauer des Reizes bedingt schließlich, daß er zu einem Erfolg in Gestalt eines Hustenstoßes führt. Auch bei der Auslösung des Niesreflexes dürfte nicht so selten die Summation von Reizen zu seiner Auslösung führen. Wie mannigfaltig die Verhältnisse bei der Verhinderung von Reflexvorgängen liegen, geht schon daraus hervor, daß einerseits solche, wie z. B. der Niesreflex, dadurch nicht zustande kommen, daß intensiv an den betreffenden Vorgang gedacht wird[1]), oder aber es wird, wie beim Singultus, zu seiner Unterbrechung eine Ablenkung geschaffen. Es gibt eine ganze Reihe von „Vorschriften", um das lästige Phänomen der letzteren Erscheinung zu unterdrücken, wie z. B. das Anhalten der Atmung in tiefer Inspirationsstellung, das Fixieren der Nasenspitze u. s. w. Besonders interessant ist, daß der Singultus auch dann ausbleibt, wenn der Wille vorhanden ist, ihn eintreten zu lassen. Man verspricht der Person, bei der er im Gange ist, irgend etwas, wenn sie ihn fortsetzen kann. Der Erfolg ist seine Unterdrückung[2]).

[1]) *Schlösser:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 303 (1880). — [2]) *Karl Pönitz:* Psychiatrisch-neurol. Wochenschrift. **20**. Nr. 21/22 (1918). — Schon *Charles Darwin*

Weiterhin haben wir von Hemmungen gesprochen, die darauf beruhen, daß die einer Erregung folgende refraktäre Phase sich geltend macht. Es sind ohne Zweifel recht verschiedene Vorgänge, die äußerlich zu dem gleichen Befunde, nämlich zum Ausbleiben einer zu erwartenden Reaktion bzw. Funktion führen. Jeder einzelne Fall muß sorgfältig analysiert und festgestellt werden, worauf das als Hemmung in Erscheinung tretende Geschehnis beruht. So kann z. B. eine Bewegung durch Kontraktion von antagonistisch wirkenden Muskeln verhindert werden. In diesem Falle kommen natürlich keine Auslöschungen von Erregungsvorgängen in Betracht. Wieder einen anderen Fall haben wir bei der obenerwähnten hemmenden Wirkung des Parasympathikus vor uns. Hier handelt es sich um einen direkten, spezifischen, sich peripher am Erfolgsorgane auswirkenden Einfluß. Ganz anders sind jene Fälle zu bewerten, bei denen es intrazentral zu einer „Sperrung“ des Erregungsvorganges kommt. Es unterbleibt ein bestimmtes peripheres Geschehnis, wie z. B. eine Muskelkontraktion, deshalb, weil zu dem in Frage kommenden Muskelgebiet keine Erregung gelangt. Man hat von echten und scheinbaren Hemmungen gesprochen und rechnet zu den ersteren die der erwähnten Vaguswirkung entsprechenden Vorgänge.

Es war namentlich der Umstand, daß Reflexe willkürlich unterdrückt werden können, der zu der Vorstellung geführt hat, daß es besondere Zentren und Nervenbahnen gebe, die der Hemmung bestimmter Vorgänge dienen. Man hat von Hemmungszentren und den ihnen zugehörigen Bahnen gesprochen[1]). Es ist sehr zweifelhaft geworden, ob für die Verhinderung von bestimmten, von seiten des Nervensystems geleiteten Geschehnissen besondere Systeme in dieses eingebaut sind. Jedenfalls trifft das — vorsichtig ausgedrückt — nicht allgemein zu. Vielmehr spielen sich offenbar jene Vorgänge, die einerseits fördernd und andererseits hemmend auf Reflexvorgänge wirken, innerhalb bestimmter zum einzelnen Reflexsystem gehörender Anteile, und zwar insbesondere innerhalb der oben erwähnten „gemeinsamen Strecke“ ab.

Für diese Annahme sprechen eine Reihe von Beobachtungen. Es seien die folgenden kurz als Belege für sie angeführt. Wird bei einem Frosche die neunte dorsale Rückenmarkswurzel faradisch gereizt, so erfolgt reflektorisch eine tetanische Kontraktion des M. gastrocnemius der gleichen Seite. Den gleichen nur etwas schwächeren Erfolg zeitigt in der Regel die Reizung der achten dorsalen Wurzel. Wird nun, während die neunte Wurzel gereizt wird, und der Tetanus des Gastrocnemius eingetreten ist, zugleich auch die achte Wurzel in Erregung versetzt, dann erhält man nicht die zu erwartende Verstärkung des Kontraktionszustandes des genannten Muskels, vielmehr erschlafft er[2]). Es muß somit der dem Rückenmark von der

(Der Ausdruck der Gemütserregungen bei den Menschen und den Tieren [übersetzt von *Carus*], 6. Aufl. 32 ff. Stuttgart 1910) wies darauf hin, daß der bewußte Wunsch, eine Reflexhandlung auszuführen, zuweilen ihr Zustandekommen hemmt oder unterdrückt, obschon die entsprechenden Nerven gereizt sein können. — [1]) Vgl. hierzu *I. Setschenow:* Physiologische Studien über die Hemmungsmechanismen. Berlin 1873. — [2]) *J. Veszi:* Z. f. allg. Physiol. **11.** 168 (1910). — *Haastert:* Z. f. allg. Physiol. **17.** 168 (1918). — *E. Imura:* Z. f. Biol. **77.** 73 (1923).

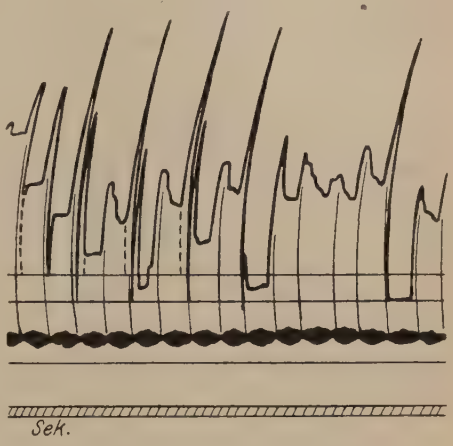
letzteren Wurzel aus zugeleitete Erregungsvorgang den von der neunten ausgehenden so beeinflussen, daß er entweder überhaupt nicht nach der Peripherie weitergegeben wird oder aber in einem so unzureichenden Ausmaße, daß es nicht zur Anregung des Erfolgsorganes zu einer bestimmten Funktion kommt. Als Ursache der Hemmung wird angenommen, daß zwar jeder Reiz einen Erregungsvorgang auslöst, jedoch fällt jeder einzelne davon in das relative Refraktärstadium der unmittelbar vorangehenden Erregung. Das hat eine Herabminderung der Quantität des Erregungsvorganges zur Folge, und zwar in einem so großen Ausmaße, daß ihm ein Erfolg versagt bleibt[1]). Es kann sich dies z. B. auf die Übertragung der Erregung von einem „Neuron" auf ein weiteres beziehen. Es bleibt der Erregungsvorgang gewissermaßen an dieser Stelle stecken. Wäre diese Vorstellung richtig, dann müßte die Hemmung bei der Zuleitung von Erregungsvorgängen von zwei Stellen aus dann in Wegfall kommen, wenn jene gleichzeitig bei den in Frage kommenden Rückenmarkszentren zur Auswirkung gelangen. Das gleiche Ergebnis müßte auch dann zu erzielen sein, wenn der jeweilige zweite Reiz in das absolute Refraktärstadium des unmittelbar vorausgegangenen Erregungszustandes fällt und damit ausgelöscht wird, d. h. mit anderen Worten, es müßte bei einer entsprechenden Versuchsanordnung der auf die eine Stelle einwirkende Reiz sich unbeeinflußt durch den von der zweiten Stelle ausgehenden Erregungsvorgang auswirken können. Er würde im vorliegenden Fall eines sich in Skelettmuskeln auswirkenden Reflexvorganges ungeschwächt die in Betracht kommenden motorischen Vorderhornzellen treffen. Versuche, die unter Innehaltung der erwähnten Bedingungen durchgeführt wurden, und die Reizung zweier zum Gastrocnemiusgebiet gehörenden Wurzeln beim Frosch betrafen, ergaben das der geschilderten Vorstellung vom Wesen des Eintritts der Hemmung entsprechende Ergebnis[2]).

Von besonderem Interesse ist der folgende, in der gleichen Richtung liegende, an der Katze ausgeführte Versuch. Mittels einer besonderen Vorrichtung wurden, wie übrigens auch beim angeführten Versuch am Frosch, die zwei verschiedene Stellen treffenden Reizreihen allmählich zeitlich gegeneinander verschoben, und zwar so, daß immer der 50. Reiz der einen Reizreihe mit dem 51. der anderen zusammenfiel[3]). Die Reizzahl selbst betrug bei den einzelnen Versuchen 25—80 in der Sekunde. Gereizt wurden die beiden Nn. ischiadici bei der Katze, nachdem alle Nervenäste, die zu anderen Beinmuskeln als zum M. quadriceps und M. semitendinosus verlaufen, durchschnitten worden waren. Reizt man bei einem solchen Präparat den N. ischiadicus der Gegenseite, nehmen wir z. B. an der rechten, dann erfolgt eine kräftige Kontraktion des M. quadriceps und zugleich eine Erschlaffung des M. semitendinosus der anderen, also der linken Seite[4]). Die Reizung

[1]) Vgl. hierzu auch *J. Beritoff* (Z. f. Biol. **62.** 125 [1913]; **64.** 161, 175, 289 [1914]; **80.** 169 [1924]), der zeigte, daß die Vibrationen der Erregungsströme eines durch intermittierende Reizung des sensiblen Nerven in Tetanus versetzten Muskels im Tempo des intermittierenden Hemmungsreizes geschwächt bzw. vernichtet werden. — [2]) *E. Th. Brücke:* Z. f. Biol. **77.** 29 (1923). — [3]) Vgl. hierzu *E. Th. Brücke* u. *F. Plattner:* Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch., math.-naturw. Kl. **131** (3) (1922). — *E. Th. Brücke:* Z. f. Biol. **76.** 213 (1922). — [4]) Vgl. über die Beeinflussung dieser Reflexe durch Narkose: *Alex. Forbes:* Americ. j. of physiol. **56.** 273 (1921).

des gleichseitigen N. ischiadicus führt zur Hemmung des erwähnten gekreuzten Extensorreflexes. Wurde nun der N. ischiadicus auf beiden Seiten in der oben geschilderten Weise gereizt, dann zeigte der M. quadriceps femoris einen reflektorischen Tetanus, dessen Stärke im Rhythmus der Reizschwebungen schwankte.

Abb. 165.



In Abb. 165[1]) ist das Ergebnis eines solchen Versuches wiedergegeben. Man erkennt, daß die Kontraktionskurve einen wellenförmigen Verlauf aufweist, und zwar stimmen die Wellen in ihrer Rhythmik mit derjenigen der Reizgebung überein. Wir können die Reizschwebungen an den „Reflexschwebungen" wiedererkennen. An Stelle von kleineren Wellen können auch größere Ausschläge eintreten, d. h. es kann die Quadrizepskontraktion rhythmisch steil ansteigen und abfallen. Die eingetragenen Ordinaten weisen in den Abb. 165—167 auf die erwähnten Beziehungen zwischen dem Rhythmus der Reiz- und der Reflexschwebungen hin. Besonders lehrreich sind die gleichfalls an einer Katze ausgeführten, in ihrem Ergebnis in den Abb. 166 und 167[2]), S. 468, dargestellten Versuche. Bei jenem, dem die Kurve in Abb. 166 entspricht, wurde der gleichseitige N. ischiadicus mit 50 Reizen in der gleichen Zeit erregt, in der der gegenseitige Ischiadicus 51mal gereizt wurde. Die „50er"-Reize waren hemmend und die „51er" erregend. Die in Abb. 167 dargestellte Kurve entspricht der umgekehrten Reizgebung, d. h. der gegenseitige Ischiadicus wurde im gleichen Zeitabschnitt 50mal und der gleichseitige 51mal gereizt, somit wirkten die „50er"-Reize erregend und die „51er" hemmend. Auf der Höhe der Reizschwebung, d. h. in dem Augenblick, in dem ein Reiz der 51er-Reize mit einem solchen der 50er-Reize zusammenfiel, erfolgte jedesmal ein plötzlicher Wechsel der allein wirksamen Reize. Vor dem Maximum der Reizschwebung wirkten eine Zeit lang nur die „50er"-Reize — es fielen die „51er" in das absolute Refraktärstadium — und nach demselben nur die „51er"-Reize, weil nunmehr wieder die „50er"-Reize während des absoluten Stadiums der refraktären Periode zur Einwirkung kamen. In dem Versuch, dessen Ergebnis die Kurve der Abb. 166 wiedergibt, wirkten die „51er"-Reize erregend. Diesem Umstand entsprechend bemerken wir, daß im Augenblick des Maximums der Reizschwebungen der Reflextetanus ansteigt. In Abb. 167 ist zu erkennen, daß mit dessen Eintreten die Kurve abfällt. Es entspricht dieses Verhalten dem Umstande, daß in

[1]) Entnommen: *E. Th. Brücke:* Z. f. Biol. **77.** 46 (1923). — [2]) Entnommen: *E. Th. Brücke:* Z. f. Biol. **77.** 44 (1923).

dem Falle, der in dieser Abbildung wiedergegeben ist, die „51er"-Reize hemmend wirkten.

Aus dem Befunde, daß unmittelbar vor bzw. nach dem Maximum der Reizschwebung stets nur die 50er- bzw. nur die 51er-Reize wirksam waren, darf geschlossen werden, daß die Reize der anderen Reihe jeweilen in das absolute Refraktärstadium fielen. Dessen Dauer ist daran zu erkennen, daß die Reize der genannten Reihe wieder wirksam werden; freilich könnten solche auch in das Stadium der relativ

Abb. 166.

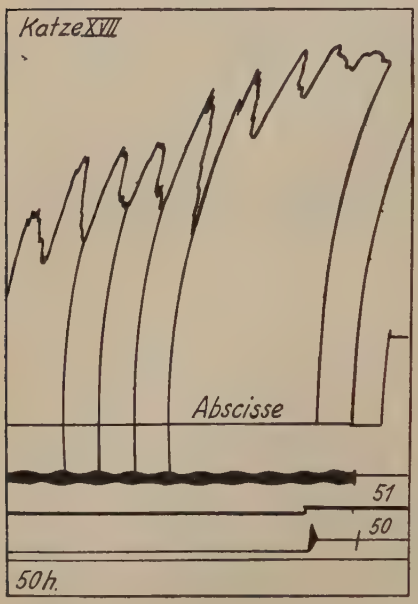
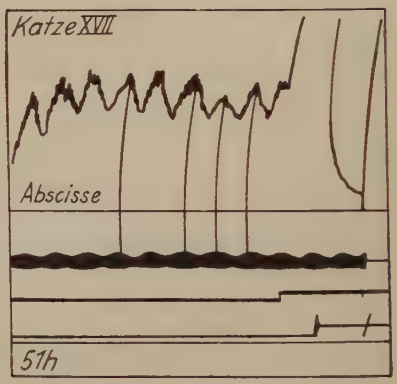


Abb. 167.



refraktären Periode fallen und dadurch bis zur Unwirksamkeit abgeschwächt sein. In diesem Falle würde die Zeit, die vergeht, bis jene Reizreihe wieder Wirkungen auslöst, nicht nur das Gebiet der absoluten refraktären Phase umfassen. Wir erkennen aus dem Verhalten von in wechselndem Zeitabstand von zwei verschiedenen Stellen aus einwirkenden Reizen, wobei von Zeit zu Zeit die beiden Reize gleichzeitig zur Einwirkung kommen, daß die antagonistischen Hemmungen nicht dadurch zustande kommen, daß durch bestimmte Bahnen in der Peripherie, und zwar im Erfolgsorgan, ein Vorgang ausgelöst wird, der auf dessen Funktion bestimmend einwirkt, vielmehr handelt es sich um ein Zusammentreffen der von zwei Stellen aus eintreffenden Erregungen in einer gemeinsamen Strecke des gesamten Reflexsystems. Es kommt nun alles darauf an, in welchem Abstande sich die beiden Erregungsvorgänge folgen. Es sind dabei drei Fälle möglich: 1. Die zweite Erregung trifft ein, nachdem der vorausgegangene Erregungsvorgang

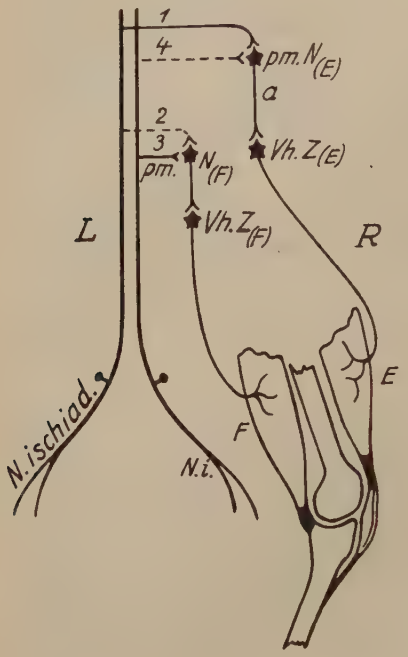
abgeklungen, d. h. die in seinem Gefolge eingetretene absolute refraktäre Phase abgelaufen und auch die ihr nachfolgende relative soweit beendet ist, daß der zweite Erregungsvorgang als Reiz Schwellenwert besitzt. 2. Der zweite Erregungsvorgang fällt in die relative Refraktärperiode. In diesem Falle sind eine ganze Reihe verschiedenartiger Auswirkungen möglich, denn in ihr findet ein Übergang vom Stadium der völligen Unerregbarkeit zu jenem statt, in dem die Erregbarkeit wieder voll hergestellt ist. Zwischen diesen beiden Zuständen finden sich Übergänge, infolgedessen wird ein zweiter Erregungsvorgang je nach dem Fortschreiten der Wiederherstellung der vollen Erregbarkeit mehr oder weniger abgeschwächt sein. 3. Der zweite Erregungsvorgang fällt in das absolute Refraktärstadium. Die Folge davon ist, daß er vollständig ausgelöscht wird. Es kann somit ein einem vorausgehenden Erregungsvorgang nachfolgender deshalb ohne Wirkung bleiben, weil er intrazentral bei seiner Weiterleitung auf eine Stelle trifft, die sich im Zustand der völligen Unerregbarkeit befindet. Der Ausfall der zu erwartenden Funktion macht den Eindruck einer Hemmung. Es handelt sich jedoch nicht um eine sog. echte Hemmung, sondern um eine scheinbare. Eine solche kann auch dadurch zustande kommen, daß die einer vorausgegangenen Erregung nachfolgende auf einen Zustand herabgesetzter Erregbarkeit stößt. Dadurch wird der Erregungsvorgang so stark abgeschwächt, daß er stecken- und damit erfolglos bleibt — z. B. beim Übergang von einem Anteil des Reflexsystems auf einen anderen.

Die Methode der Anwendung von Reizreihen, wobei der zeitliche Abstand der Einzelreize bald größer, bald kleiner wird, bis Reize, die von zwei Stellen aus wirken, zusammenfallen, eröffnet ganz allgemein die Möglichkeit, dem Wesen von sonst nur schwer aufklärbaren Hemmungsvorgängen nachzuspüren. Während bei dem zuerst (S. 465) genannten Versuch am Frosch der Umstand, daß von den genannten Wurzeln aus, wenn jede für sich allein gereizt wird, der gleiche Funktionszustand des zugehörigen Muskels ausgelöst wird, an und für sich den Gedanken nahelegt, daß in beiden Fällen die ausgelösten Erregungen eine gleiche Strecke im in Betracht kommenden Reflexsystem zurückzulegen haben und infolgedessen bei gleichzeitiger Erregung beider Wurzeln Auslöschungen von Erregungsvorgängen möglich sind, so war das bei dem zuletzt besprochenen Falle (Versuch an der Katze, S. 466) nicht vorauszusehen. Bei diesem handelt es sich um von beiden Stellen aus bewirkte antagonistische Wirkungen.

Wir sind auf das Problem der intrazentralen Hemmungen deshalb etwas ausführlicher eingegangen, weil ohne jeden Zweifel innerhalb des gesamten Geschehens in dem so kompliziert gebauten Nervensystem mit seinen vielen Nervenzellen und Nervenbahnen vielfach ein Zusammentreffen von Erregungsvorgängen in gemeinsamen Bahnen und auch Zellen vorkommt. Es sind bestimmte Vorgänge fördernde und hemmende Einflüsse, die in vieler Hinsicht in das ganze Geschehen eingreifen. Wir können zur Zeit die in Frage kommenden Vorgänge noch bei weitem nicht alle übersehen. Gewiß gibt es noch andere Mechanismen, die zu Hemmungen führen. Es ist an die Bildung von den Erregungszustand fördernden und

hemmenden Substanzen gedacht worden[1]), und zwar wird angenommen, daß diese ihre Wirkung da entfalten, wo der Neurit des einen Neurons an Dendriten des anderen stößt. Es liegt z. B. die folgende Beobachtung vor[2]), die darauf hinweist, daß sich nicht alle Hemmungen von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus betrachten lassen. Es wurden bei einer dezerebrierten Katze Reflexkontraktionen des M. semitendinosus hervorgerufen und zwar von gleichseitigen afferenten Nerven aus. Reizt man zugleich den entsprechenden Nerven der Gegenseite, dann kommt es zu einer Hemmung der genannten Kontraktionen. An Hand der Erregungsströme ließ sich feststellen, daß der Zeitabstand zwischen dem von der Gegenseite und dem von der gleichen Seite ausgelösten Erregungsvorgang ein ganz bedeutender sein kann (bis zu einigen Zehntelsekunden), d. h. er ist beträchtlich größer als für die Dauer der refraktären Phase angenommen wird. Sprechen somit auch wichtige Befunde dafür, daß die Entstehung von Hemmungen nicht einheitlich zu sein braucht, so bedeutet es doch einen großen Fortschritt, daß bestimmte Fälle von Hemmungen in ihrem Wesen und auch nach dem Ort, an dem sie einsetzen, aufgeklärt werden konnten.

Abb. 168.



Wir können uns ganz gut vorstellen, daß refraktäre Phasen, d. h. Perioden völliger oder auch nur herabgesetzter Erregbarkeit, zeitlich verschieden begrenzt sein können und vor allem auch innerhalb von Nervenzellen Zustände geschaffen werden, die für die Ausbildung eines Erregungszustandes bald günstig, bald weniger förderlich sind. Es hat jedoch wenig Wert, an Möglichkeiten aller Art zu denken, solange der Weg nicht gegeben ist, sie zu prüfen. Daß auch die geschilderte Beobachtung am gekreuzten Extensorenreflex bei der Katze noch nicht restlos ohne Zuhilfenahme noch unbewiesener Vorstellungen möglich ist, möge der Versuch *E. Th. Brückes*[3]) zeigen, die mit ihm verknüpften Erscheinungen zu erklären[4]). Es sei daran erinnert, daß bei Reizung

---

[1]) *C. S. Sherrington*: Proceed. of the royal soc. **97** (B). 519 (1925). — *A. Samojloff* u. *M. Kisseleff*: *Pflügers* Archiv. **215**. 699 (1927). — [2]) *A. Samojloff u. M. Kisseleff*: *Pflügers* Archiv. **215**. 699 (1927). — [3]) *E. Th. Brücke:* l. c. Zitat [2]), S. 466. — [4]) Vgl. weitere Ansichten über das Zustandekommen von Reflexhemmungen: *F. Goltz:* Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches. Berlin 1869. — *A. Fick: Pflügers* Archiv. **3**. 326 (1870). — *A. Freusberg: Pflügers*

des N. ischiadicus der Gegenseite eine Kontraktion des Quadrizeps eintritt, während diejenige des gleichartigen Nerven der gleichen Seite zu seiner Erschlaffung führt (vgl. S. 466). Gleichzeitig erfolgte im ersteren Fall eine Erschlaffung des M. semitendinosus, während im letzteren dieser Muskel sich kontrahiert. Wir wollen annehmen, daß wir das Verhalten der beiden genannten Muskeln auf der rechten Körperseite verfolgen (*R* in Abb. 168)[1]). Es werde zunächst der N. ischiadicus auf der linken Seite gereizt. Die Erregung wird in ihm zentripetal geleitet und gelangt über die hintere Wurzel in das Rückenmark. Es folgt mittels einer Reflexkollaterale (*1*) die Übertragung auf ein in dessen grauer Substanz gelegenes Zentrum (prämotorisches „Neuron"), $pm.N_{(E)}$ in Abb. 168. Dieses steht mittels der intrazentralen prämotorischen Bahn (*a*) mit einer Vorderhornzelle ($Vh.Z_{(E)}$) in Beziehung, von der aus die Erregung auf den Extensor (*E*) übertragen wird. Nun werden außerdem durch eine Reflexkollaterale (*2* punktiert) Erregungen einem dem Flexor zugehörigen prämotorischen Zentrum $N_{(F)}$ zugeführt. *Brücke* stellt sich vor, daß diese abgeschwächt sind. Das prämotorische Zentrum steht seinerseits mit dem motorischen Zentrum $Vh.Z_{(F)}$ in Verbindung. Von da aus verläuft eine Bahn zum Flexor (*F*). Es erfolge nun Reizung des gleichseitigen (rechten) N. ischiadicus. Er unterhält durch eine Reflexkollaterale (*3*) Beziehungen zum schon genannten prämotorischen Flexorneuron ($N_{(F)}$) und durch eine weitere (*4*) zum prämotorischen Extensorzentrum ($pm.N_{(E)}$). Die dem letzteren zugeführten Erregungen sollen geringfügiger sein, als die dem gleichen Zentrum in den Reflexkollateralen (*1*) der von der Gegenseite kommenden Bahn überbrachten. Es empfängt somit sowohl das prämotorische Flexor-, als auch das Extensorzentrum von zwei Seiten aus Erregungen, und zwar einerseits solche von normaler Größe und ferner solche, die aus irgendeinem Grunde abgeschwächt sind und infolgedessen nicht bis zur zugehörigen Vorderhornzelle vorzudringen bzw. diese nicht in Erregung zu versetzen vermögen. Von dieser Annahme aus kommt die Hemmung des Extensorreflexes dadurch zustande, daß im prämotorischen Neuron (*a*) die von dem N. ischiadicus der Gegenseite zugeleiteten, den Reflextetanus auslösenden Erregungen in das Refraktärstadium der vom gleichseitigen N. ischiadicus überbrachten schwachen Erregungswellen fallen. Voll befriedigen kann uns diese Erklärung nicht, weil die Annahme von verschieden starken Erregungszuständen zur Zeit eine Hypothese darstellt. Das Wesentliche an dem durch schwebende Reize erhobenen Befunde bleibt die Feststellung, daß in der gemeinsamen Strecke (*a* in Abbildung 168) Erregungen

---

Archiv. **10.** 174 (1875). — *O. Langendorff:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 96 (1877). — *W. Schlösser:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 303 (1880). — *E. Hering:* Zur Theorie der Nerventätigkeit. Veit u. Co., Leipzig 1899. — *W. McDougall:* Brain. **26.** 153 (1903). — *C. S. Sherrington:* Ergebnisse der Physiologie (herausgegeben von *Asher-Spiro*). **4.** 797 (1905); The integrative action of the nervous system. New Haven. 1911. — *F. W. Fröhlich:* Z. f. allg. Physiol. **9.** 55 (1909). — *M. Verworn:* A. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 105 (1900); Erregung und Lähmung. G. Fischer, Jena 1914. — *Keith Lucas:* The conduction of the nervous impulse. Longmans. London 1917. — Vgl. auch *S. Cooper* u. *E. Adrian:* J. of physiol. **69.** 61 (1924). — *A. Forbes:* Americ. j. of. physiol. **56.** 273 (1921). — *E. Imura:* Z. f. Biol. **77.** 73 (1922). — [1]) Entnommen: *E. Th. Brücke:* Z. f. Biol. **77.** 54 (1923).

zusammentreffen, die von verschiedenen Stellen ausgehen, und daß in diesem Anteil des Reflexsystems die Entscheidung darüber fällt, ob der in die Wege geleitete Erregungsvorgang sich voll auswirkt oder aber vernichtet wird.

Die Feststellung, wonach der refraktären Periode des Rückenmarkes eine so große Bedeutung zukommt, regte zu Untersuchungen über ihre Dauer an. Zunächst wurde bei der dezerebrierten Katze beobachtet, daß der ausgelöste Reflexvorgang bei Ausübung von zwei Reizen nur dann größer als bei Reizung des afferenten Nerven mittels eines Einzelreizes war, wenn jene sich in einem Abstande folgten, der mehr als $^1/_{1000}$ Sekunde betrug. War er geringer, dann war die Wirkung bei einem und zwei Reizen gleich groß[1]). In der Folge wurden dann genauere Bestimmungen der refraktären Periode des Reflexsystems ausgeführt[2]), und zwar wurde zunächst diejenige seines efferenten Anteils — motorischer Nerv mit Muskel — bestimmt. Es zeigte sich, daß nach 0·0085 Sekunden schon 90% der vollen Erregbarkeit wieder vorhanden waren. Das absolute Refraktärstadium dauert 0·0017 Sekunden. Durch Narkose wird es verlängert — bis auf 0·01 Sekunden. Beim afferenten Anteil des Reflexsystems wurde die absolute refraktäre Periode zu 0·0012 bis 0·0024 Sekunden gefunden. Interessanterweise blieb dieser Wert durch Narkose unbeeinflußt. Hier sei der Beobachtung gedacht, daß, falls den afferenten Nerven weniger als 160 Erregungen pro Sekunde treffen, ebensoviele Erregungen im efferenten Reflexbogenanteil in Erscheinung treten. Festgestellt wurde das an Hand der im zugehörigen Muskel auftretenden Erregungsströme. Bei einer größeren Anzahl von Reizen erscheint im efferenten Anteil des Reflexbogens nicht die entsprechende Anzahl von Erregungen[3]). In diesem Punkte ist das Verhalten bei Eigenreflexen und solchen zusammengesetzter Art das gleiche. Es ist nun beobachtet worden (vgl. S. 444), daß nach dem Ablauf eines Eigenreflexes die willkürliche Kontraktion für etwa $^1/_{10}$ Sekunde deutlich vermindert ist[4]). Im Zusammenhang mit den oben gegebenen Darlegungen ist es naheliegend, an die Auswirkung eines Refraktärstadiums zu denken, und ferner die Hemmung in eine der willkürlich und der reflektorisch ausgelösten Erregung gemeinsame Strecke zu verlegen, d. h. anzunehmen, daß zwei Erregungsvorgänge sich in einem bestimmten Anteil des Reflexsystems folgen. Ebenso kann natürlich auch ein Erregungsvorgang, der der Auslösung eines zusammengesetzten Reflexes entstammt, auf einen solchen stoßen, der durch einen Eigenreflex in Gang gebracht ist und umgekehrt.

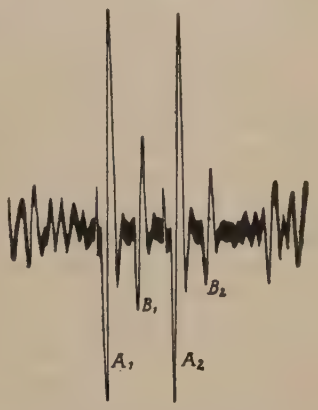
Mit der Feststellung der Dauer der absoluten refraktären Periode allein können wir uns nicht zufrieden geben, wir möchten gerne auch die relative umgrenzen. Es ist dies mittels der Aufnahme der von zwei Reizen ausgelösten Erregungsstromkurven gelungen. In

---

[1]) *C. S. Sherrington* u. *Sowton:* J. of physiol. **49**. 331 (1914). — [2]) *E. D. Adrian* u. *J. M. D. Olmsted:* J. of physiol. **56**. 426 (1922). — [3]) Vgl. hierzu *P. Hoffmann:* Z. f. Biol. **68**. 351 (1918). — *E. D. Adrian* u. *J. M. D. Olmsted:* J. of physiol. **56**. 426 (1922); **58**. 209 (1923). — *S. Cooper* u. *E. D. Adrian:* Proceed. of the royal soc., London. **96** (B). 243 (1924). — [4]) *P. Hoffmann:* Z. f. Biol. **70**. 515 (1919).

Abb. 169[1]) ist als Beispiel das Ergebnis eines solchen Versuches wiedergegeben, und zwar ist er am Menschen durchgeführt worden[2]). Es handelt sich um zwei durch zwei aufeinanderfolgende elektrische Reizungen hervorgerufene Erregungsstromkurven. Gereizt wurde der M. peroneus vom Nerven aus. Man erkennt vier auffallende Ausschläge in der Kurve. Die mit A_1 und A_2 bezeichneten entsprechen der indirekten Reizung, d. h. jener Einwirkung auf den Muskel, die von motorischen Nervenfasern unmittelbar den zugehörigen Muskelfasern übermittelt wurde. B_1 und B_2 stehen mit jenem Erregungsvorgang in Beziehung, der von afferenten Nervenfasern aufgenommen, über Rückenmarksanteile unter Vermittlung von Vorderhornzellen efferenten Bahnen übertragen worden ist und nunmehr die Muskelzellen in den Zustand der Erregung versetzt hat, d. h. wir haben den Erfolg des ausgelösten Reflexvorganges vor uns. Wir erkennen in der Abbildung, daß die B_2-Zacke kleiner als die B_1-Zacke ausgefallen ist. Es deutet das darauf hin, daß der zweite Erregungsvorgang in die relative refraktäre Periode des ihm vorausgehenden entsprechenden Geschehens gefallen ist. Man kann nun den Abstand, in dem die Reflexvorgänge sich gefolgt sind, in der Kurve ausmessen und ferner die Größe des Reflexes B_2 in Prozenten der Größe des Reflexes B_1 ausdrücken und dann diese Zahl in Beziehung zum Abstand der Reflexe setzen. Die folgende Übersicht gibt das Ergebnis solcher Versuche wieder:

Abb. 169.



Unten Zeitmarke 1/5 Sekunde.

Abstand der Reflexe in σ	Prozentuale Größe des zweiten Reflexes
122	125
116	110
110	100
100	108
90	70
70	68
60	53
48	23

Man erkennt, daß, was vorauszusehen war, der zweite Reflexvorgang um so geringfügiger ausfällt, je rascher er auf den ersten folgt, d. h. je dichter er der absolut refraktären Periode nachfolgt.

[1]) Entnommen: *P. Hoffmann:* Z. f. Biol. **81**. 39 (1924). — [2]) *P. Hoffmann:* Z. f. Biol. **81**. 37 (1924).

Bei einem Abstand von 50 bis 70 Sigma ist die Nachwirkung des vorhergegangenen Reizes groß, bei 100 Sigma dagegen fällt der zweite Reflexvorgang, gemessen am Verhalten des Erregungsstromes, ebenso groß aus, wie beim ersten Reflex. Es folgt dann eine übernormale Phase, während der der zweite Reflex größer ausfällt, als der erste. In einem Abstand von etwa 200 Sigma fallen beide Reflexvorgänge wieder gleich aus. Bei allen Versuchen erfolgte mittels willkürlicher Erregung der Peroneusmuskulatur Bahnung (vgl. hierzu S. 439). Da diese nicht gleichmäßig ausfällt und innegehalten werden kann[1]), so ist auch die Bahnung zwischen zwei Reflexen Änderungen unterworfen.

Aus allen oben mitgeteilten Beobachtungen ergibt sich, daß der Auslösung eines Erregungsvorganges ein Stadium völliger Unerregbarkeit folgt. An dieses schließt sich die Periode der Wiedererlangung der normalen Erregbarkeit an, und zwar steigt diese linear vom Nullpunkt[2]) aus mehr und mehr an, bis sie den Ausgangswert erreicht hat. Sie überschreitet diesen dann, um schließlich zu ihm zurückzukehren. Ebenso bedeutungsvoll wie die Hemmungsvorgänge, bei denen die refraktäre Phase und die gemeinsame Strecke für von verschiedenen Seiten eintreffende Erregungsvorgänge eine maßgebende Rolle spielt, ist die Bahnung. Es hat z. B. die willkürliche Innervation einen fördernden Einfluß auf den Ablauf von Reflexen und damit auf das Reflexsystem. Wie man sich diesen Vorgang vorstellen soll, ist schwer zu sagen. Man kann sich auf Grund der S. 189 ff. erörterten Veränderungen von im Erregungszustand befindlicher Nerven mancherlei Vorstellungen über Zustandsänderungen machen, die den Reflexvorgang fördern. Man kann auch versuchen, einen Zusammenhang mit jenem Substrat zu finden, das den energetischen Anteil am ganzen Erregungsvorgang und seiner Weiterleitung bestreitet, jedoch sind unsere Kenntnisse nach dieser Richtung noch allzu dürftig, als daß wir uns auf einer einigermaßen gesicherten Grundlage bewegen könnten.

Wir haben erwähnt, daß nach Ablauf eines Eigenreflexes die willkürlich herbeigeführte Erregung gehemmt ist. Diese Hemmung ist, wie wir schon S. 472 erwähnt haben, durch ein gleiches Geschehen bedingt, das wir bei den übrigen, oben besprochenen Hemmungsvorgängen kennengelernt haben. Je geringer die Erregung ist, in der sich der Muskel befindet, um so länger dauert die Hemmung an, die der willkürlichen Erregung nach einem Reflexvorgang entgegenwirkt (vgl. hierzu S. 444). Umgekehrt ist das refraktäre Stadium um so kürzer, je stärker die vorhandene Erregung ist. Mit steigender Bahnung wird die refraktäre Periode verkürzt. Ist die willkürliche Erregung schwach, dann ist die genannte Phase verlängert. Wir erkennen aus dieser Darlegung, daß sich die reflektorische und die willkürlich ausgelöste Erregung in ihren gegenseitigen Beeinflussungen gleich verhalten. Es ist die refraktäre Phase der letzten gemeinsamen Strecke, die sich auswirkt und, je nachdem jene verlängert oder verkürzt ist, zu besonderen Erscheinungen führt.

[1]) Vgl. hierzu *J. v. Kries:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 1 (1886). — [2]) Ob ein solcher wirklich erreicht wird, steht nicht fest.

Es ist von größtem Interesse, daß bei den Arthropoden die Auswirkung von zwei Erregungsvorgängen nicht, wie bei den Wirbeltieren, zentral in einer gemeinsamen Strecke erfolgt, sondern erst in der Peripherie an der Verbindungsstelle von Nerv und Muskel. Es findet sich eine doppelte Innervation. Die einen Nervenfasern haben einen die Muskeltätigkeit fördernden, und die anderen einen sie hemmenden Einfluß[1]). Der Umstand, daß bei den Wirbeltieren in einer einzelnen Bahn das Zusammenwirken von mehreren Erregungsvorgängen ausgetragen wird, bedeutet eine hohe ökonomische Ausbildung. Es wird mit einem Minimum an Nervenbahnen und -zentren all das mannigfaltige Geschehen, das sich im Nervensystem im Anschluß an von außen oder innen ausgelöste Erregungsvorgänge vollzieht, durchgeführt.

In diesem Zusammenhange sei auf den S. 275 wiedergegebenen Erklärungsversuch für das Auftreten von Ermüdungserscheinungen — Abnahme der Zuckungshöhen — bei indirekter Reizung mittels sich in bestimmtem zeitlichem Abstand folgenden Reizen hingewiesen[2]). Die Vorstellung, wonach auch dabei die refraktäre Phase zu Hemmungen führt, trifft sich mit der eben entwickelten Anschauung über intrazentrale Hemmungen, d. h. auch jene peripher ausgelösten Zustände sind durch das Zusammentreffen von Erregungen innerhalb einer gemeinsamen Strecke bedingt. Auch hierbei kommen die S. 468 entwickelten Möglichkeiten in Betrachtung, d. h. eine zweite Erregung kann in die absolute oder relative refraktäre Periode fallen oder ganz außerhalb der Phase der veränderten bis aufgehobenen Erregbarkeit zur Wirkung gelangen. Im Falle die zweite Erregung in die refraktäre Periode fällt, besteht die Möglichkeit, daß sie in ihrem Ausmaß so vermindert wird, daß jene Stelle, die Nerv und Muskel verbindet, von ihr nicht überschritten werden kann. Interessant ist noch die Annahme, daß bei der fortlaufenden Einwirkung von Reizen — allerdings inadäquater Art — die refraktäre Phase sich immer mehr ausdehnt, und dadurch mehr und mehr sich folgende Erregungsvorgänge in sie hineinfallen und dadurch unwirksam werden. Wir erkennen aus den gemachten Darlegungen, daß die gleichen Erscheinungen zutage treten, gleichgültig, ob sich Erregungen im peripheren oder zentralen Nervengebiet folgen.

Eine besonders reiche Fülle von bedeutungsvollen Beobachtungen über Reflexvorgänge hat das Studium des Stehens und Gehens zutage gefördert. Wir haben bereits S. 16 darauf hingewiesen, daß selbst hoch organisierte Tiere, wie z. B. Hunde, ohne Großhirn imstande sind, zu stehen und zu gehen. Wird ferner ein Rückenmarkshund, nachdem er sich vom Shockzustand ganz erholt hat, frei aufgehängt, dann zeigen die hinteren Gliedmaßen aktive Beugebewegungen[3]). Sie wechseln in beiden Extremitäten ab und stellen vom

[1]) *Paul Hoffmann:* Z. f. Biol. **63**. 411 (1914). — Vgl. auch *Biedermann:* Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. zu Wien. **3**. 96 (1887). — *Mangold:* Z. f. allg. Physiol. **5**. 135 (1905). — Vgl. auch *J. ten Cate:* Arch. néerl. de physiol. **11**. 361 (1926). — [2]) Vgl. hierzu *N. Wedensky:* C. r. de l'acad. des sc. **113**. 805 (1891); *Pflügers* Archiv. **100**. 1 (1903). — Weitere Literatur und eine kritische Besprechung des ganzen Problems vgl. bei *F. B. Hofmann: Pflügers* Archiv. **103**. 291 (1904). — [3]) *A. Freusberg: Pflügers* Archiv. **9**. 358 (1874). — *T. Graham Brown:* Proceed. of the royal soc. of London. **84** (B). 308 (1911).

Lumbalmark aus reflektorisch geleitete Fortbewegungsvorgänge dar. Auch während der Narkose kommen solche zur Beobachtung[1]). Das eingehende Studium der die Fortbewegung bedingenden Mechanismen hat mehr und mehr zu der Überzeugung geführt, daß zwar von Hautsinnesorganen[2]) ausgehende Erregungen einen Einfluß ausüben, jedoch sind in der Hauptsache solche maßgebend, die in den Muskeln selbst zur Ausbildung kommen[3]). Es sind propriozeptive Reize, die Anlaß zur Durchführung von Reflexbewegungen geben. Sie sind es ohne Zweifel auch, die beim aufgehängten Rückenmarkshund die Bewegungen zur Durchführung bringen.

Wir wollen aus der großen Anzahl von Einzelbefunden, die im Anschluß an die Analyse der die Fortbewegung veranlassenden Reflexvorgänge und ihrer Folgen erhoben worden sind, nur die wesentlichsten kurz hervorheben. Zunächst ist bemerkenswert, daß ein Reiz, der das eine Bein trifft, nicht nur in diesem eine bestimmte Bewegung auslöst, vielmehr wird auch das andere beeinflußt, d. h. es macht sich der Vorgang der gekreuzten Reflexe geltend. Wird z. B. beim spinalen Hund der Fuß des einen Hinterbeines elektrisch oder mechanisch gereizt, dann vollzieht dieser eine Beugebewegung[4]). Zugleich erfolgt im anderen Hinterbein eine Streckbewegung. Dieses Phänomen läßt sich besonders überzeugend zur Darstellung bringen, wenn durch einen starken Reiz eine längere Zeit andauernde und alle Gelenke umfassende Beugung hervorgerufen wird. Wird während dieses Zustandes der Fuß des anderen Beines gereizt, dann erfolgt eine rasch vor sich gehende Streckung des bis dahin gebeugt gehaltenen Beines, während nun das erstere in Beugung übergeht. Wiederholt man den Versuch, indem man immer wieder das in Streckung befindliche Bein vom Fuß aus reizt, dann kann man abwechselnd immer ein Bein in Beuge- und das andere in Streckstellung überführen. Die Auslösung der Streckung vom gegenüberliegenden Bein aus ist gekreuzter Streckreflex genannt worden. Derselbe Vorgang der alternierenden Beugung und Streckung mit dem gleichen Einfluß auf die Gegenseite wird auch durch Reize hervorgebracht, die die Muskelsinnesorgane treffen. Unter geeigneten Bedingungen läßt sich auch ein gekreuzter Beugereflex auslösen. Er erfolgt, wenn das gegenüberliegende Bein passiv gestreckt wird. Von größtem Interesse ist, daß sich auch dann eine aktive Streckung des Beines — und zwar desjenigen, dessen Fuß gereizt wird — hervorrufen läßt, wenn man leicht gegen die Fußsohle drückt (direkter Streckreflex). Dieser Befund zeigt, daß von ein und derselben Stelle aus, je nach der Stärke des Reizes eine Beugung oder eine Streckung hervorgerufen werden kann[5]). Wir werden bald weitere

---

[1]) *T. Graham Brown:* Quart. j. of exper. physiol. **4**. 151 (1911). — [2]) *M. Philippson:* L'autonomie et la centralisation dans le système nerveux des animaux, étude physiol. expérim. et comparée. Brüssel 1905. — [3]) *C. S. Sherrington:* J. of physiol. **90**. 28 (1910). — [4]) Vgl. hierzu *Freusberg: Pflügers* Archiv. **9**. 358 (1874). — [5]) *C. S. Sherrington:* J. of physiol. **30**. 39 (1903). — Vgl. hierzu *T. Graham Brown:* Quart. j. of experim. physiol. **4**. 331 (1911); **5**. 237 (1912). — *T. Graham Brown* u. *C. S. Sherrington:* J. of physiol. **44**. 125 (1912). — Vgl. auch *C. S. Sherrington* u. *S. C. M. Sowton:* Proceed. of the royal soc. **83** (B). 435 (1911);

Beobachtungen kennenlernen, die dartun, daß der einem Reiz folgende Bewegungsvorgang nicht nur der Quantität nach, sondern auch in seiner Qualität von den vorhandenen Bedingungen, unter denen jener einwirkt, abhängig ist.

Während der Durchführung der Beugung läßt sich feststellen, daß die Strecker in ihrer Spannung nachlassen, d. h. es tritt das von uns schon so oft erwähnte Phänomen der reziproken Hemmung in Erscheinung. Ferner ist zu beobachten, daß derselbe Reiz, der den gekreuzten Streckreflex im Hinterbein hervorruft, auch Bewegungen der Vorderbeine bedingt. Das gleichseitige Vorderbein zeigt Streckung an der Schulter, dem Ellbogen und dem Handgelenk, während das gegenüberliegende in den erwähnten Gelenken Beugung aufweist.

Die Entdeckung, daß die beiden Vorder- bzw. Hinterextremitäten in ihren Bewegungen miteinander verbunden sind, und zwar durch die gekreuzten Streck- und Beugereflexe, erklärt die Beobachtung, daß der Rückenmarkshund Gehbewegungen ausführen kann. Offen bleibt die Frage, wieso es kommt, daß sich im gleichen Beine Beugung und Streckung rhythmisch folgen, und zwar in einer bestimmten zeitlichen Aufeinanderfolge. Kommen die erwähnten Bewegungsvorgänge in einem Bein zur Durchführung, dann sind ganz von selbst die entsprechenden, d. h. entgegengesetzten Bewegungen im anderen Bein gewährleistet. Eine Antwort auf die gestellte Frage brachte die folgende Beobachtung. Wird beim Rückenmarkstier durch einen an der Fußsohle angebrachten stärkeren Reiz eine Beugebewegung ausgelöst, dann folgt nicht selten nach Aufhören des Reizes eine Streckung. *Sherrington*[1]), dem wir diese wichtige Beobachtung verdanken, spricht von einer Rückschlagszuckung. Ebenso, nur seltener, kann man nach einer reflektorisch ausgelösten Streckung eine Rückschlagsbeugung beobachten. Dieser Mechanismus ist, wenn er Schlag auf Schlag der entsprechenden Beinbewegung folgt, imstande das rhythmische Abwechseln von Beugung und Streckung im gleichen Bein zu erklären[2]). Der ganze Vorgang ist in Beziehung zur antagonistischen Hemmung gebracht worden. Ganz aufgeklärt ist das Zustandekommen des Phänomens noch nicht[3]).

Im Laufe der Zeit sind in großer Zahl Befunde erhoben worden, die zeigen, daß der einem Reize folgende Bewegungsvorgang in seiner Art, d. h. z. B. Beugung oder Streckung, von

---

Z. f. allg. Physiol. **12**. 485 (1911). — Vgl. weitere Beobachtungen über Reflexvorgänge bei bestimmten Funktionen der Extremitäten bei *R. Schön: Pflügers* Archiv. **214**. 21, 48 (1926). — *E. A. Blake Pritchard:* Ebenda. **214**. 148 (1926). — [1]) *C. S. Sherrington:* Philos. transact. of the royal soc. of London. **190** (B.) 45 (1898); Proceed. of the royal soc. of London. **76** (B). 160 (1905); **77** (B). 478 (1906); **79** (B). 337 (1907); **80** (B). 53 (1908). — Vgl. auch *A. Freusberg: Pflügers* Archiv. **9**. 358 (1874). — *H. Head:* J. of physiol. **10**. 1 (1899). — *T. Graham Brown:* Quart j. of experim. physiol. **4**. 331 (1911). — *A. Forbes:* Quart j. of experim. physiol. **5**. 149 (1912). — *J. S. Beritoff:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 296 (1912). — [2]) Vgl. auch S. 445. — [3]) Sehr interessant ist, daß Strychnin das Eintreten der Rückschlagskontraktion begünstigt. Vgl. *C. S. Sherrington:* J. of physiol. **36**. 185 (1907). — *A. G. W. Owen* u. *C. S. Sherrington:* J. of physiol **43**. 232 (1911).

bestimmten Bedingungen entscheidend beeinflußt wird, und zwar liegen Geschehnisse vor, die Wirbellose und Wirbeltiere gemeinsam aufweisen. Es ist immer von größtem Interesse, wenn Erscheinungen feststellbar sind, die als Grundelemente komplizierter Vorgänge die gesamte Tierwelt beherrschen. So begegnen wir auch bei den Wirbellosen der Erscheinung der refraktären Periode, der Beeinflussung des Tonus der Muskulatur von seiten bestimmter Zentren u. s. w., kurz und gut, es ist eine Fülle von Geschehen, das teils zuerst am Nervensystem der Wirbeltiere, teils zuerst an demjenigen von Wirbellosen zur Beobachtung gekommen ist, Gemeingut der Vertreter beider großen Tierreiche. Es ist immer ganz besonders reizvoll, wenn eine scheinbar etwas weitabliegende Beobachtung Ausgangspunkt für die Entdeckung grundlegender Funktionsabläufe wird. Einen solchen Fall bietet der Befund dar, wonach beim Schlangenstern von zwei zur Seite von wirbelartig aneinander gereihten Teilstücken seines Skelettes liegenden, als Antagonisten wirkenden Muskeln immer derjenige auf Reize, die das ihnen zugehörige nervöse Zentrum treffen, in Erregung versetzt wird, der sich im gedehnten Zustand befindet[1]). Wir haben es somit in der Hand, die durch beliebige Reize im betreffenden Zentrum ausgelöste Erregung bald dem einen, bald dem anderen der genannten Muskeln zufließen zu lassen und damit eine ganz bestimmte Bewegung zur Auslösung zu bringen. Diese wichtige Beobachtung, die wir *v. Uexküll* verdanken, blieb zunächst ein Einzelbefund. Jetzt bildet sie eine wichtige Grundlage in der Erforschung jener Phänomene, die unter der Bezeichnung der „Reflexumkehr" bekanntgeworden sind. Es sei als Beispiel, das sich der Beobachtung am Schlangenstern an die Seite stellen läßt, der Einfluß der Lage und Stellung der Gliedmaßen beim Rückenmarkshund auf die an ihnen in Erscheinung tretenden Reflexbewegungen angeführt. Legt man einen Hund, bei dem das Rückenmark in der Höhe des 8. oder 12. Brustwirbels durchtrennt ist, nachdem er sich vom Shockzustand ganz erholt hat. auf den Rücken, und schlägt man mit einem kantigen Gegenstand auf die Sehne des Musculus quadriceps, dann erhält man außer dem Eigenreflex des genannten Muskels noch Bewegungen im gekreuzten Bein (gekreuzter Patellarreflex). Sie bestehen in vielen Fällen in einer Streckung des Knies und manchmal auch der Hüfte. Bei eingehenderer Betrachtung der erwähnten Erscheinung stellte es sich heraus, daß die Bewegungen des Beines der Gegenseite bei jenem Reflex in ganz gesetzmäßiger Weise von der Lage und Stellung, welche es bei der Auslösung des Reflexes einnimmt, abhängig sind. Ist es in Hüfte, Knie und Fußgelenk gebeugt, dann erfolgt Streckung. Wird es zuvor gestreckt gehalten, dann löst ein und derselbe Reiz, auf ein und dieselbe Stelle ausgeübt, Beugung aus. Im ersteren Falle vollzieht sich eine Kontraktion der Gruppe der Strecker, während zugleich die

[1]) *J. v. Uexküll:* Z. f. Biol. **46**. 1 (1904), Ergebnisse der Physiol. (herausgegeben von *Asher-Spiro*). **3**. (2). 1 (1904); vgl. auch Z. f. Biol. **34**. 298 (1897); **37**. 334 (1899); **39**. 73 (1900). — Vgl. auch *E. Mangold: Pflügers* Archiv. **126**. 371 (1909); Zbl. f. Physiol. **23**. 1 (1909). — *H. Jordan: Pflügers* Archiv. **131**. 317 (1910). — *J. Matula: Pflügers* Archiv. **138**. 388 (1911). — *Karl Stromberger: Pflügers* Archiv. **213**. 616 (1926).

Beuger entspannt werden (reziproke Innervation). Im letzteren werden die Beuger angespannt und die Strecker entspannt, d. h. es wird in beiden Fällen je eine Muskelgruppe im Sinne der Durchführung aller jener mannigfaltigen Geschehnisse beeinflußt, die eine Verkürzung zur Folge haben, während es in den jeweiligen Antagonisten zu einer Hemmung kommt[1]).

Der Umstand, daß je nach der Ausgangsstellung der Extremität der eine oder der andere Bewegungsvorgang zur Durchführung kommt, setzt voraus, daß die Erregung, die in beiden genannten Fällen von derselben Stelle ausgeht, und auf der gleichen Bahn dem Rückenmarksgrau zugeleitet wird, in ganz bestimmter Weise weitergeleitet wird. Es fließt der einen Muskelgruppe — den Streckern oder den Beugern — die Erregung zu, während sie von der anderen abgeblendet wird. Es ist von großem Interesse, daß nicht jedes Gelenk am Beine in seiner Ausgangsstellung den gleichen Einfluß auf die Reflexbewegung hat, vielmehr überragt das Hüftgelenk in dieser Hinsicht die anderen an Bedeutung, d. h. es ist in erster Linie die Stellung des Oberschenkels zum Rumpf für deren Art maßgebend. In besonders überzeugender Weise läßt sich die Abhängigkeit der durch einen Reiz ausgelösten Bewegung von dem Zustand der in Frage kommenden Muskulatur an der Rückenmarkskatze nachweisen, und zwar am Verhalten des Schwanzes[2]). Seine Bewegung erfolgt stets nach jener Seite, auf der zur Zeit der Reflexauslösung die Muskeln gedehnt sind.

Es sind besondere Versuche unternommen worden, um festzustellen, von welchen Stellen aus die Art der Bewegung bei der Reflexumkehr geleitet wird[3]). Zunächst konnte gezeigt werden, daß nach Durchtrennung der sensiblen (afferenten) Wurzeln, die dem Gebiet des Hinterbeines zugehören, die Reflexumkehr nicht mehr zustande kommt. Es bestand nun die Möglichkeit, daß als Perzeptionsorgane für die Beeinflussung der Reflexbewegung Sinneszellen der Haut in Frage kommen. Es war jedoch auch denkbar, daß solche der Muskulatur maßgebend sind. Es zeigte sich, daß nach Anästhesierung der in Frage kommenden Gelenkgegenden die Reflexumkehr erhalten blieb. Auch die Lahmlegung der in Frage kommenden Hautsinnesorgane durch Narkotika oder durch Ausschaltung der afferenten Hautnerven hebt sie nicht auf. Dieser Befund spricht für die Annahme, daß es propriozeptive, im Muskelgewebe selbst sich ausbildende Erregungen sind, die den Charakter der Bewegung bestimmen.

Die mitgeteilten Beobachtungen erinnern uns an Erscheinungen, denen wir wiederholt begegnet sind. Wir haben nämlich mehrfach festgestellt, daß von zahlreichen Stellen des Organismus ausgehende Einflüsse sich in ganz bestimmter Weise in

---

[1]) Vgl. weitere Beobachtungen über Reflexumkehr bei *E. Gergens: Pflügers* Archiv. **14.** 340 (1877). — *C. S. Sherrington:* Proceed. of the royal soc. of London. **66.** 66 (1900); J. of physiol. **30.** 39 (1903); Quart. j. of exper. physiol. **2.** 109 (1909). — *T. Graham Brown:* Quart. j. of exper. physiol. **3.** 139 (1910). — *R. Magnus: Pflügers* Archiv. **130.** 219 (1909). — [2]) *R. Magnus: Pflügers* Archiv. **130.** 253 (1909). — [3]) *R. Magnus: Pflügers* Archiv. **134.** 545 (1910).

bestimmten anderen Gebieten desselben auswirken. Es sei in dieser Hinsicht daran erinnert, daß die Tonuseinstellung der gesamten Skelettmuskulatur von Reflexvorgängen abhängig ist, die von der Utriculus-Macula und der Halsgegend ausgehen[1]). Mit der Zunahme des Tonus der Streckmuskulatur sinkt derjenige der Beugemuskulatur und umgekehrt. Der Ablauf von Reflexbewegungen hängt in ganz bestimmter Weise von der vorausgehenden Einstellung des Muskeltonus ab. Ist eine Extremität gestreckt, dann sprechen die Streckmuskeln stark auf Hemmungs- und schwach auf Erregungseinwirkungen an. Der umgekehrte Fall tritt dann ein, wenn die betreffende Gliedmaße gebeugt ist. Es besteht je nach der Tonuseinstellung ein bestimmter Zustand der Streck- oder Beugebereitschaft. Wirkt bei einem solchen Einstellungszustand ein wirksamer Reiz ein, dann ist das Ergebnis im ersteren Falle eine Streckung, im letzteren eine Beugung der Extremität. Wir erkennen in diesen Beeinflussungen von Bewegungsvorgängen das Eingreifen von Erregungsvorgängen, die von bestimmten Sinneszellen ausgehen. Durch diese wird zentral ein Zustand geschaffen, durch den die Weiterleitung der von anderen Stellen aus eintreffenden Erregungen in ganz bestimmter Weise geregelt wird. Je nach den vorliegenden Verhältnissen wird die Erregung in bestimmten Bahnen Vorderhornzellen mit dem Erfolg einer Muskelkontraktion zugeleitet, während es zugleich in einem anderen Anteil des Reflexsystems zu einer Ausschaltung des Erregungsvorganges kommt.

Wir haben bereits S. 478 einer Beobachtung gedacht, die zeigt, daß der Reiz als solcher bestimmend auf die zur Ausführung gelangende Reflexbewegung sein kann. Wir erfuhren, daß ein auf die Fußsohle einwirkender elektrischer Reiz das zugehörige Bein zur Beugung veranlaßt, während ein sanfter Druck eine Streckung desselben zur Folge hat[2]). Von besonderem Interesse ist ferner die Beobachtung, daß Reflexbewegungen nicht nur von jenen Körperteilen aus beeinflußt werden, an denen jene sich vollziehen, sondern auch von andern aus. So ist beobachtet worden, daß der S. 460 geschilderte Kratzreflex zu einem gekreuzten wird, wenn man einen seitlichen Druck in die Flanke des Tieres ausübt. Diese Beobachtung macht es verständlich, weshalb der in Seitenlage befindliche Hund, unabhängig davon, ob der linke oder rechte Teil der S. 460 erwähnten sattelförmigen Zone gereizt wird, stets mit dem oberen Hinterbein kratzt. In diesem Falle sind es von Sinneszellen der Haut — Drucksinn — ausgehende Erregungen, die zu einer zentralen Umschaltung führen. Weiterhin ist festgestellt worden, daß die aktive Innervation bestimmend für den Verlauf[3]) einer Reflexbewegung sein kann, und zwar

---

[1]) Physiologie III, S. 621. — Vgl. auch *A. Böhme* u. *Weiland:* Z. f. d. ges. Neurol. u. Psych. **44.** 94 (1918). — [2]) Auch beim Frosch wurde beobachtet, daß schwache Reize Beugung und starke Streckung bewirken. Vgl. hierzu *F. W. Fröhlich:* Z. f. allg. Physiol. **9.** 85 (1909). — Vgl. weitere Beobachtungen bei *C. S. Sherrington* u. *S. C. M. Sowton:* Proceed. of the royal soc. of London. **83** (B). 435 (1911); **84** (B). 201 (1911). — *T. Graham Brown:* Quart. j. of exper. physiol. **4.** 331 (1911); Proceed. of the royal soc. of London. **85** (B). 278 (1912); **5.** 237 (1912). — *T. Graham Brown* u. *C. S. Sherrington:* J. of physiol. **44.** 125 (1912). — *J. S. Beritoff: Pflügers* Archiv. **200.** 562 (1923). — [3]) *T. Graham Brown:* Proceed. of the physiol. soc. 5. June; J. of physiol. **38.** XXXVI, XXXVII (1909).

ist der Erfolg demjenigen entgegengesetzt, der bei einer passiv herbeigeführten Lageänderung der Extremität in Erscheinung tritt. Wird z. B. das Bein aktiv gestreckt — indem man, wie S. 478 mitgeteilt, leise auf die Fußsohle drückt — und dann ein Reiz ausgeübt, so kommt es zur Auslösung eines Streckreflexes. Ist das Bein hingegen aktiv gebeugt, dann bewirkt ein Druck auf die Haut der Streckseite der Hüfte eine Beugung desselben.

Der Umstand, daß zentrale Anteile des Reflexsystems in bestimmter Weise durch Einflüsse, die sich von mannigfachen Stellen aus geltend machen können, eingestellt werden können und davon dann der Erfolg einer zugeleiteten Erregung abhängt, überrascht uns nicht; haben wir doch erfahren, daß auch von Sinnesorganen aus zentrale Umstimmungen möglich sind. Es sei in dieser Beziehung an die Beeinflussung der Sehzentren von der Retina aus erinnert[1]). Ferner stellen ohne Zweifel die Adaptationsvorgänge in Sinneszellen etwas Ähnliches dar. Auch ihre Erregbarkeit kann verschieden eingestellt werden. Interessant ist weiterhin, daß mannigfache Einflüsse, wie Kälte[2]), der Shockzustand[3]), Chloroform, Strychnin, Tetanustoxin[3]) und vor allem auch Ermüdung[4]) zur Reflexumkehr führen können. In besonders überzeugender Weise läßt sich der Einfluß der letzteren am „Gefäßreflex" beobachten. Wir haben seinerzeit[5]) erfahren, daß der Muskeltätigkeit eine Einstellung der Blutversorgung an den vermehrten Stoffwechsel vorausgeht. Die Blutgefäße erweitern sich. Wird jene bis zur Ermüdung fortgesetzt, dann beobachten wir eine entgegengesetzte Beeinflussung der Gefäßmuskulatur. Es kommt zur Gefäßverengerung[6]). Ein weiteres Beispiel einer Reflexumkehr ist das folgende. Bei geistiger Arbeit (z. B. Kopfrechnen) erfolgt eine Verengerung der Blutgefäße der Muskulatur. Wenn jedoch durch sie Ermüdung eingetreten ist, dann beobachten wir eine Erweiterung der erwähnten Blutgefäßgebiete. Wir haben in dieser Reaktionsumkehr ein feines Reagens für das Auftreten von Ermüdungserscheinungen. Sie treten je nach dem Zustand des Individuums verschieden rasch auf. Vor allem zeigen sich auch individuell große Unterschiede.

Von ganz besonderer Bedeutung ist die Beeinflussung des Verlaufs von Reflexvorgängen von höher gelegenen Zentren und vor allem von der Großhirnrinde aus. Wir haben bereits mehrfach hervorgehoben, daß sich vom Großhirn aus Einflüsse geltend machen können, die ausgeübten Reizen den Erfolg versagen (vgl. S. 459). Weiterhin haben wir der außerordentlich interessanten Tatsache gedacht (vgl. S. 452), daß während der Entwicklung ein auf die Planta pedis ausgeübter Reiz je nach dem Alter des Organismus zu einem verschiedenen Bewegungserfolg führt. Von einem

---

[1]) Physiologie III, S. 176 ff. — [2]) *J. M. Ufland: Pflügers* Archiv. **208**. 87 (1925). — Vgl. hierzu auch *W. Biedermann: Pflügers* Archiv. **80**. 408 (1900). — [3]) *Fr. Verzár: Pflügers* Archiv. **183**. 210 (1920); **199**. 109 (1923). — Vgl. auch *J. S. Beritoff: Pflügers* Archiv. **201**. 445 (1923). — [4]) *C. S. Sherrington* u. *Sowton:* J. of physiol. **43**. 383 (1911). — *C. S. Sherrington:* J. of physiol. **36**. 185 (1907). — *W. M. Bayliss:* Proceed. of the royal soc. of London. **80** (B). 329 (1908). — [5]) Physiologie II, 326, 340. — [6]) *E. Weber:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 290, 305 (1914). — Vgl. auch *E. Gellhorn* u. *H. Lewin:* Ebenda. 28 (1915).

gewissen Alter an erfolgt bei Bestreichen der Fußsohle, z. B. mit dem Stiele des Perkussionshammers, eine Plantarflexion der Zehen (vgl. Abb. 170). Da nun bei Störungen innerhalb des kortiko-spinalen Systems (Pyramidenbahngebiet) an die Stelle einer Plantarflexion eine Dorsalflexion

Abb. 170.

tritt[1]) (vgl. Abb. 171), d. h. eine Reflexbewegung zustande kommt, wie wir sie in frühen Stadien der Entwicklung des Fötus antreffen, dürfen wir schließen, daß dem genannten System eine bedeutungsvolle

Abb. 171.

Einwirkung auf den Verlauf des sog. Fußsohlenreflexes zukommt. Die Ausschaltung seiner Wirkung wirft den Organismus auf eine frühe Stufe seines Werdeganges zurück! Die Auswirkungen der Reizung der Fußsohle sind übrigens bei verschiedenen Individuen verschieden groß.

[1]) *J. Babinski:* Semaine méd. 321 (1897); Rev. neurol. Juli 1903; 30. Jan. 1904.

Zumeist kommt es zu einer mehr oder weniger ausgesprochenen Fluchtbewegung: Dorsalflexion des Fußes, Knie- und Hüftbeugung und gleichzeitig Plantarflexion der Zehen. An der letzteren sind hauptsächlich ihre Grundphalangen beteiligt[1]).

In diesem Zusammenhang sei kurz gestreift, daß der Ausfall bestimmter Reflexvorgänge vielfach als Mittel zur Erkennung bestimmter Störungen verwendet wird. Aus der Umkehr des Fußsohlenreflexes wird auf eine Störung im Gebiete der Pyramidenbahn geschlossen (Folge einer Hemiplegie, der multiplen Sklerose, amyotrophischen Lateralsklerose u. s. w.). Dem Fehlen von Eigenreflexen (Sehnenreflexen) entspricht eine Störung innerhalb des zugehörigen Reflexbogens, und zwar kann diese an verschiedenen Stellen vorhanden sein. So finden wir einen Ausfall von Eigenreflexen bei der Tabes dorsalis, bei der Anteile der hinteren Wurzeln und anschließend Hinterstranggebiete verändert sind; ferner bei Poliomyelitis anterior, bei der Vorderhornzellen zerstört sind. Weitere Ursachen für das Versagen der erwähnten Reflexe sind durch Störungen bedingt, die Rückenmarkszentren betreffen (Syringomyelie, Tumoren, Myelitis u. s. w.). Endlich führt eine Ausschaltung peripherer Anteile der Reflexbahn — sei es nun eine Unterbrechung der afferenten oder efferenten Bahn — zum gleichen Erfolg. Besonders eingehend sind in dieser Richtung auch zahlreiche sog. Hautreflexe untersucht worden. Wir bemerken nach Reizung von bestimmten Hautstellen Kontraktionen in bestimmten Muskelgebieten. Zu der Auslösung der genannten Reflexe eignet sich besonders der länger dauernde Reiz. Es macht sich die Summation geltend. Es seien hier der Bauchdecken- und der Kremasterreflex genannt. Der erstere wird durch Bestreichen der Bauchhaut mit einem stumpfen Gegenstand hervorgerufen. Es erfolgt eine kurz dauernde Kontraktion der Bauchmuskulatur, und zwar insbesondere des M. obliquus externus. Man erkennt den Erfolg des Reizes unter anderem an der Verlagerung des Nabels. Wird der obere Teil der Bauchhaut bzw. die Haut oberhalb des Rippenbogens[2]) gereizt, dann wird er nach oben gezogen. Erfolgt ihre Reizung in der Höhe des Nabels, dann kommt es zu seiner seitlichen Verschiebung. Endlich wird er nach unten bewegt, wenn die Bauchhaut unterhalb des Nabels gereizt wird. Der sensible und motorische Anteil des dem Bauchdeckenreflex dienenden Reflexbogens verläuft in den Interkostalnerven. Die spinalen Zentren befinden sich im Dorsalmark. Selbstverständlich fehlt der Bauchdeckenreflex bei allen Störungen, die Anteile des zugehörigen Reflexsystems betreffen. Interessanterweise macht sich auch bei seiner Durchführung ein Einfluß des Pyramidengebietes geltend. So findet man z. B. in der Regel bei Hemiplegien, und zwar auf der Seite der Lähmung, ein Fehlen des Bauchdeckenreflexes.

Der Kremasterreflex wird durch Streichen an der Innenseite des Oberschenkels ausgelöst. Es erfolgt eine Kontraktion des

---

[1]) Vgl. u. a. *J. Babinski:* Brain. **45**. 149 (1922). — Vgl. auch *F. M. R. Walshe:* Brain. **46**. 281 (1923). — [2]) Vgl. über dessen Auslösung *Petrén:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **70**. 91 (1921).

Kremasters unter Hebung des Hodens der gleichen Seite. Manchmal wird auch derjenige der Gegenseite gehoben. Bei Hemiplegie ist der Kremasterreflex auf der Seite der Lähmung in der Regel herabgesetzt oder ganz aufgehoben.

Es ist von besonderem Interesse, der Frage nachzugehen, inwieweit unser Rückenmark für sich allein imstande ist, Reflexvorgänge durchzuführen. Wir beobachten, daß mit dem Fortschreiten der Entwicklung des Gehirnes dem Rückenmark mehr und mehr Funktionen, die es bis dahin selbständig geleitet hat, abgenommen werden. Es galt eine Zeitlang als feststehend, daß unser Rückenmark nach Isolierung vom vorderen Teil des Zentralnervensystems nicht befähigt sei, irgendwelche Reflexvorgänge zu vollziehen. Es sollten alle Eigen- und Hautreflexe vernichtet sein. Nun sind jedoch im Laufe der Zeit Fälle von vollständiger Durchtrennung des Rückenmarkes beobachtet worden, bei denen sich Reflexvorgänge nachweisen ließen. Stets findet man unmittelbar im Anschluß an die Rückenmarksverletzung ein Fehlen jeglicher Reflextätigkeit. Dieselbe Erscheinung beobachten wir übrigens, wie bereits mehrfach hervorgehoben, auch dann, wenn das Rückenmark bei Tieren durchtrennt wird. Es vergeht mehr oder weniger lange Zeit, bis der Shockzustand überwunden ist. Beim Menschen bedarf es dazu besonders vieler Zeit. Kommt es zu einer allmählichen Rückenmarksdurchtrennung — z. B. bei einer Kompressionsmyelitis infolge von Karies von Wirbeln —, dann beobachtet man im Gebiet unterhalb der Trennungsstelle zumeist eine ganz erhebliche Steigerung der Eigenreflexe. Die Prüfung einer großen Anzahl von Fällen von „Rückenmarksmenschen" hat ergeben[1]), daß die oben geschilderten, für den Gehakt wichtigen Bewegungen sich auch bei ihnen zur Auslösung bringen lassen. Es konnten Beuge- und Streckreflexe beobachtet werden. Ferner ließen sich gekreuzte Reflexe auslösen. So kam, nachdem durch einen Reiz in einem Bein Beugestellung hervorgerufen war, im anderen Streckung zustande (gekreuzter Streckreflex, vgl. hierzu S. 476). Befanden sich beide Beine beim Beginn des Versuches in Streckstellung, dann rief der an einem Bein angebrachte Reiz häufig in beiden Beugestellung hervor (doppelseitiger Beugereflex). Ein in einem Bein ausgelöster Streckreflex kann im anderen zum gekreuzten Beugereflex führen. Weiterhin konnte sehr deutlich die antagonistische Hemmung verfolgt werden. Auch die S. 477 erwähnte Rückschlagzuckung kam zur Beobachtung. Schließlich ließ sich auch die Abhängigkeit des eintretenden Bewegungsvorganges von der Ausgangslage des Beines feststellen (Reflexumkehr, vgl. S. 478)[2]). Besonders interessant ist, daß auch rhythmische Bewegungsvorgänge zum Vorschein kamen, wobei dann Bewegungen zustande kamen, die durchaus an die reflektorischen Gehbewegungen bei Rückenmarkstieren erinnerten (vgl. S. 476). Es ließen sich ferner

[1]) Vgl. *Marie* u. *Foix:* Revue neurol. 1912 u. 1915. — *A. Böhme:* Deutsches Arch. f. klin. Med. **121**. 129 (1916); Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **56**. 217 (1917); hier finden sich weitere Literaturangaben; vgl. auch Ergebnisse der inneren Medizin und Kinderheilkunde. **17**. 1 (1919). — [2]) Vgl. *A. Böhme:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **56**. 256 (1917).

auch auf dem Wege von Reflexvorgängen Bewegungen an den Armen auslösen[1]), jedoch besteht bei diesen keine so weitgehende Übereinstimmung mit dem Verhalten der vorderen Extremitäten der Tiere, wie das bei den Beinen des Menschen und den hinteren Extremitäten der letzteren der Fall ist. Es hängt dies ohne Zweifel mit der verschiedenen Funktion von Arm und Vorderbein zusammen. Wir erkennen aus dieser Darstellung, daß somit entgegen der früheren Annahme auch das Rückenmark des Menschen zu recht umfassenden Reflexvorgängen befähigt ist, ohne daß es der Mitwirkung höherer Anteile des Zentralnervensystems bedarf.

Kehren wir nun noch einmal zu der Frage der Beeinflussung von Reflexvorgängen durch höher gelegene Zentren zurück. Es liegen in dieser Richtung zahlreiche Versuche vor. Einerseits wurden Exstirpationsversuche vorgenommen und nach Abtragung bestimmter Anteile des Zentralnervensystems verfolgt, ob bestimmte Reflexvorgänge in ihrer Auslösbarkeit bestimmte Veränderungen zeigen[2]). Wir brauchen in dieser Hinsicht nur darauf hinzuweisen, daß die oben geschilderten Studien über Reflexe (Kratzreflex, Gehreflex u. s. w.) an dezerebrierten Tieren durchgeführt worden sind[3]). Es werden so vorbereitete Tiere gewählt, weil sich dann die Reflexe mit größter Regelmäßigkeit auslösen lassen[4]). Weiterhin hat man Anteile des Zentralnervensystems gereizt und dabei Hemmungen von Reflexen beobachtet[5]). Es ergibt sich auch hierbei die Frage, ob besondere Bahnen vorhanden sind, die einen hemmenden Einfluß vermitteln. Man wird nach den oben gegebenen Darlegungen geneigt sein, auch hier an die Möglichkeit des Zusammentreffens von Erregungsvorgängen in einer gemeinsamen Strecke oder auch in gemeinsamen Nervenzellen zu denken und sich vorzustellen, daß das Ergebnis der von verschiedenen Seiten her eintreffenden Erregungen ganz von ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge und der Dauer der absoluten und relativen refraktären Periode abhängt. Unausgesetzt vollziehen sich Erregungsvorgänge[6]). Sie wirken sich über weite Anteile des gesamten Nervensystems aus. Überall entsteht die Möglichkeit eines Zusammentreffens von solchen. Es läßt ferner mancher Befund die

---

[1]) *A. Böhme:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **56**. 267 (1917). — [2]) Vgl. u. a. *Marshall Hall:* Abhandlungen über das Nervensystem. Übersetzt von *G. Kürschner.* Marburg 1840. — *A. Christiani:* Monatsschr. d. Akad. d. Wissensch., Berlin 223 (1881). — *A. Baginsky* u. *C. Lehmann:* Archiv. f. (Anat. u.) Physiol. 184 (1886); Arch. f. pathol. Anat. **116**. 258 (1886). — *T. Graham Brown:* Quart. j. of exper. physiol. **3**. 319 (1910). — [3]) Über Reflexe bei „Thalamustieren" vgl. *O. Girndt: Pflügers* Archiv. **213**. 427 (1926). — Vgl. ferner über den Sprungreflex großhirnloser Tiere: *Rudolf Schön: Pflügers* Archiv. **213**. 171 (1926). — [4]) Von großem Interesse ist die Beobachtung, daß Katzen, die mehrere Wochen hindurch stundenlang in Narkose gehalten wurden, schließlich in dieser die Rückenmarksreflexe und bei oberflächlicher Narkose die Funktionen untergeordneter Hirnteile in einem Ausmaße zeigten, wie man das an enthirnten Tieren findet. Vgl. hierzu *U. Ebbecke: Pflügers* Archiv. **179**. 73 (1920). — [5]) Vgl. hierzu *L. N. Simonoff:* Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med. 545 (1866). — *O. Langendorff:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 435 (1877). — *H. N. Martin:* J. of physiol. **1**. 130 (1878). — *Léon Krawzoff* u. *O. Langendorff:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 90 (1879). — *N. Bubnoff* u. *R. Heidenhain: Pflügers* Archiv. **26**. 137 (1881). — *P. Albertoni:* Zbl. f. Physiol. **1**. 733 (1888); Arch. ital. de biol. **9**. 19 (1888). — *G. Fano:* Arch. ital. de biol. **24**. 438 (1895). — [6]) Vgl. hierzu *T. Graham Brown:* Quart. j. of exper. physiol. **5**. 237 (1912).

Deutung zu, daß vom sympathischen System aus in den Ablauf spinaler Reflexe eingegriffen werden kann. In diesem Sinne spricht die Beobachtung der Beeinflussung von Reflexbewegungen nach Störungen im Sympathikusgebiet. So beobachtet man nach einseitiger Entfernung des Grenzstranges bei Auslösung des Quadrizepseigenreflexes auf der Gegenseite, daß häufiger als sonst auch der Quadrizeps der nichtgereizten Seite reagiert[1]). Ferner besteht auf jener Körperseite, auf der der Grenzstrang entfernt worden ist, nach Ausübung mehrerer sich folgender Reize (Schläge auf das Ligamentum patellae), die Neigung zu einer tonischen Beugestellung. Es tritt ferner rascher Ermüdung ein. Es ist auch festgestellt worden, daß nach Ausschaltung des Sympathikus die Reizschwelle auf der Seite der Operation verändert — gesteigert oder gesenkt — ist. Die vorliegenden Beobachtungen[2]) über den Einfluß des N. sympathicus auf den Verlauf von spinalen Reflexen genügen zur Zeit noch nicht, um zu einem bestimmten Schlusse zu kommen. Es ist wohl möglich, daß dem Sympathikus die Bedeutung einer Einstellung bestimmter — vor allem zentral gelegener — Anteile von Reflexsystemen etwa in Gestalt einer Art von Inbereitschaftstellung zukommt, worauf dann eine eintreffende Erregung sofort ihren Einfluß entfalten kann[3]).

Wir haben bereits erfahren[4]), daß unterschwellige Reize, die auf die Rinde der hinteren Zentralwindung einwirken, an und für sich unwirksamen, auf die vordere Zentralwindung ausgeübten Reizen zu einem Erfolg verhelfen. Wir erkennen in dieser Beobachtung einen Vorgang, den man in die Reihe jener Erscheinungen einreihen kann, die Bahnung genannt worden sind. Auch die Summation der Reize läßt sich mit ihr in Beziehung bringen[5]). Dabei bleibt freilich die Frage offen, ob der einzelnen „Bahnung" das gleiche Geschehnis entspricht. Von besonderem Interesse ist, daß auch Reize, die die Hirnrinde rasch hintereinander an der gleichen Stelle treffen und die, in größeren Abständen angewandt, eben bemerkbare Zuckungen hervorrufen, sich summieren und als Ergebnis eine heftige Bewegung zur Folge haben[6]).

Bei Reizversuchen an der Großhirnrinde wurde beobachtet, daß von ein und derselben Stelle der motorischen Region aus Beugung und auch Streckung von Gliedmaßen erhalten werden kann, d. h. es lassen

---

[1]) *L. Kunstmann:* Verhandl. des 2. Kongresses d. russ. Physiol. zu Leningrad 1926. — Vgl. auch *A. Tonkirch:* Russisches physiol. Journal. **8**. 31 (1925). — [2]) Von besonderer Bedeutung ist in dieser Hinsicht die Beobachtung, daß nach Auflegen eines Kochsalzkristalles auf das Zwischenhirn die Reflexerregbarkeit verringert wird. Vgl. hierzu *J. Setschenow:* l. c. Zitat [1]), S. 465. — *J. Setschenow* u. *B. Paschutin:* Neue Versuche am Hirn und Rückenmark des Frosches. Berlin 1865. — Werden alle Rami communicantes durchtrennt, dann fällt die hemmende Wirkung jenes Eingriffes weg. — Vgl. *L. A. Orbeli:* Verhandl. des 2. physiol. Kongresses zu Leningrad. 1926. — *A. Tonkirch:* Ebenda (1926). — Vgl. auch zu dem ganzen Problem: *A. Schwartz:* C. r. de la soc. de biol. **83**. 1128 (1920). — *H. Piéron:* J. de physiol. et de pathol. génér. **19**. 36 (1921). — [3]) Vgl. über die anatomische Grundlage enger Beziehungen zwischen Sympathikusgebiet und spinalen Zentren anderer Art bei *S. T. Bok:* Psychiatr. neurol. bladen. 174 (1922). — [4]) Vgl. hierzu auch S. 19. — [5]) Vgl. u. a. über Summationserscheinungen *R. Matthaei:* Z. f. allg. Physiol. **18**. 281 (1920). — [6]) Vgl. hierzu *N. Bubnoff* u. *R. Heidenhain: Pflügers* Archiv. **26**. 137 (1881). — *Sigm. Exner: Pflügers* Archiv. **28**. 487 (1882).

sich umgekehrte Reaktionen auslösen[1]). So wurde bei der Beobachtung des Verhaltens von zwei isolierten Antagonisten am Ellbogen (Ausschaltung aller anderen Muskeln des Armes und der Schulter durch Durchtrennung der zugehörigen Nerven) nach Reizung von einer Stelle des motorischen Rindengebietes aus eine Beugung im genannten Gelenk festgestellt. Wurde der Reiz am folgenden Tage wiederholt, dann trat Streckung ein. Derartige Umkehrerscheinungen bestimmter Reaktionen sind auch bei Reizungen beobachtet worden, die sich unmittelbar folgten. Auch dann, wenn ein afferenter Nerv gereizt wird, kann es zu einer Umkehr kortikaler Reaktionen kommen. Wir erkennen aus diesen Befunden, daß der Erfolg eines Reizes, mag es sich nun um einen von Sinneszellen aus zugeleiteten Erregungsvorgang oder um einen zentral ausgelösten (z. B. willkürlich ausgelösten) handeln, kein ohne weiteres gegebener ist. Es kommt ganz auf die Einstellung der für die Weiterleitung der Erregung in Frage kommenden Anteile des Nervensystems an, in welcher Art und Weise sich ein ausgelöster Erregungsvorgang auswirkt. Er kann in einer mehreren Erregungszuleitungen gemeinsamen Strecke ausgelöscht oder aber in seinem Ausmaße herabgemindert werden. Im letzteren Falle kann der Erregungsvorgang dadurch unwirksam werden, daß er unterschwellige Reize in Gestalt der die Erregung begleitenden Erregungsstromstöße hervorbringt (vgl. S. 203). Es kann der Erregungsvorgang aber auch auf eine Phase erhöhter Erregbarkeit treffen und dadurch in seiner Wirkung gefördert werden. Weiterhin kann der Spannungszustand von Antagonisten wegleitend für die Auswirkung eines Reizes werden. In diesem Zusammenhang sei auch noch an die S. 439 ff. erörterte Beeinflussung des Ablaufes von Eigenreflexen durch willkürliche Innervation des zugehörigen Muskels bzw. des Antagonisten und an die S. 477 mitgeteilte Beobachtung der reziproken Innervation erinnert. Eine Summe von Einflüssen aller Art, und von den verschiedensten Körperstellen ausgehend, ruft innerhalb des Nervensystems Konstellationen hervor, die maßgebend für seine Leistungen sind.

Wir haben wiederholt betont, daß die Forschung gezwungen ist, bestimmtes Geschehen aus einer Summe von Vorgängen herauszulösen und für sich zu betrachten. Die Ausschaltung aller jener Funktionen, die unter gewöhnlichen Umständen mit jener Leistung des Organismus verknüpft sind, die wir für sich zu betrachten wünschen, führt leicht zu Bedingungen, wie wir sie normalerweise im Organismus nicht antreffen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß ein volles Erfassen der den Reflexvorgängen und ihren Auswirkungen zugrunde liegenden Geschehnisse nur möglich ist, wenn der einzelne Reflex inmitten jenes Geschehens zur Beobachtung kommt, an dessen Ausgestaltung er Anteil hat[2]). Es sei in dieser Hinsicht daran erinnert, daß die Sehnen-, Periost- und Knochenreflexe in ihrer Bedeutung unerschlossen blieben, solange nicht erkannt war, in welcher Art und Weise sie zur Auslösung kommen. Nachdem feststand, daß sie

---

[1]) *T. Graham Brown:* Proceed. of the royal soc. of London. **85** (B). 250 (1912). — Vgl. auch *A. de Uchtomsky:* Über die Abhängigkeit der kortikalen motorischen Reaktionen von zentralen Nebenwirkungen. Moskau 1911. — [2]) Vgl. u. a. *V. Frh. v. Weizsäcker:* Klin. Wochenschr. **1**. 2217 (1922).

sich von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus betrachten lassen, und das Maßgebende bei ihrer Auslösung eine Zerrung des zugehörigen Muskels in seiner Längsrichtung ist, vermochte man nunmehr auch ihre Bedeutung klarzustellen. Die unendliche Mannigfaltigkeit der Auswirkungen der von ungezählten Seiten aus dem Zentralnervensystem und zum größten Teil zunächst dem Rückenmark zuströmenden Erregungsvorgänge vermögen wir zur Zeit nur in einzelnen besonderen Fällen zu erkennen. Wir suchen uns auf Grund von Einzelbeobachtungen ein Bild des einzelnen Geschehens zu machen. Es sei in dieser Beziehung an Hemmungs- und Bahnungsvorgänge erinnert. Wir wissen zur Zeit nicht, ob wir die beim Studium dieser Vorgänge unter bestimmten Bedingungen gemachten Beobachtungen verallgemeinern dürfen, oder aber, ob mehrere verschiedene Einrichtungen und Geschehnisse dem gleichen Ziel dienen. Das, was wir beim Reflexvorgang zunächst erkennen, das ist der äußere Erfolg. Wir haben gelernt, ihm in besonders feiner Weise an Hand der Erregungsströme zu folgen. Gewiß wird man mit dem Ausbau der Methoden immer weitere Einzelheiten erkennen und vor allem auch über das Erfolgsorgan hinaus im Reflexsystem selbst in entsprechender Weise dem Erregungsvorgang nachspüren. Wäre man zur Zeit in der Lage, eine gemeinsame Strecke von Reflexsystemen mittels der Ableitung von Erregungsströmen der Beobachtung zugänglich zu machen, dann würden wir mit einem Schlage bedeutend tiefer in das mit jedem Reflexvorgang verbundene Geschehen einzudringen vermögen. Wir könnten z. B. feststellen, von welchen Stellen des gesamten Nervensystems aus, mit Einschluß der Sinneszellen, in jene gemeinsame Strecke Erregungen gesandt werden können, d. h. wir würden erfahren, welchen Reflexsystemen eine solche gemeinsam zugehört.

Ein weiteres Problem von allergrößtem Interesse ist, welchen Anteil die sog. Reflexzentren am Reflexvorgang nehmen. Seitdem wir wissen, daß die Fähigkeit der Reizsummation nicht auf Nervenzellen beschränkt ist, können wir diese Eigenschaft nicht mehr, wie es früher der Fall war, als eine für solche charakteristische anführen. Wir haben S. 436 erfahren, daß den Rückenmarkszentren innerhalb gewisser Grenzen der Rhythmus der Reizfolge aufgezwungen werden kann, so daß entsprechend viele Erregungen von ihnen nach der Peripherie weitergegeben werden. Andererseits können Nervenzentren mit einem Eigenrhythmus antworten und z. B. auf einen Reiz mit wiederholten „Entladungen", d. h. mit mehrfacher Erregungsaussendung antworten[1]). Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Reflexzentren eine besonders wichtige Rolle im Reflexgeschehen spielen. Wie im einzelnen ihre Funktionen sind, ist noch in weitem Ausmaße in Dunkel gehüllt. Gewisse Einblicke in zentrales Geschehen ergeben u. a. die Folgen länger dauernder Einwirkungen von Reizen bzw. Erregungen. Es hinterbleiben dann Nachwirkungen, die ohne Zweifel mit Geschehnissen in Zusammenhang stehen, die wir S. 192 ff. bei Anlaß der Besprechung

[1]) Vgl. u. a. *Ch. S. Sherrington:* Arch. internat. de physiol. **18**. 620 (1921). — Vgl. auch *E. G. T. Liddell* u. *Charles Sherrington:* Proceed. of the royal soc. of London. **95** (B). 142 (1923). — Vgl. auch *S. Cooper* u. *E. D. Adrian:* J. of physiol. **58**. 209 (1923).

von Veränderungen an Zellgrenzschichten nach Reizeinwirkungen kennengelernt haben[1]). Daß protoplasmatische Gebilde, wie die Nervenzellen solche darstellen, in ihrem ganzen Verhalten gegenüber den Leitungsbahnen Besonderheiten zeigen, leuchtet ohne weiteres ein. Der Erregungsvorgang zeigt in ihnen einen anderen Ablauf als in jenen. Vor allem kann er in seiner Dauer vergrößert sein. Ferner fällt auf, daß, während in Leitungsbahnen nur schwer Erscheinungen von „Ermüdung" im Anschluß an fortgesetzte Reize feststellbar sind (vgl. hierzu S. 138), solche bei Reflexvorgängen — mit Ausnahme der Eigenreflexe (vgl. S. 437) — auffallend rasch in Erscheinung treten. Es unterliegt keinem Zweifel, daß zentrale Anteile des Reflexsystems es sind, die die sog. Ermüdung bedingen[2]). In diesem Zusammenhang sei auch erwähnt, wie außerordentlich empfindlich die „Reflexzentren" im Gegensatz zu den peripheren Nerven gegen Störungen in der Blutzufuhr sind. Bei ihrer vollständigen Unterbrechung tritt sehr rasch Funktionsverlust ein. Es ist vor allem der Sauerstoffmangel, der sich geltend macht.

Ein weiterer Befund, der zeigt, daß innerhalb des Reflexsystems zentrale Anteile Besonderheiten bedingen, ist die Feststellung, daß die Reizschwelle, die einen Reflexvorgang zur Auslösung bringt, veränderlich und ferner verschieden von jener ist, die bei indirekter Reizung des Muskels zum Erfolg führt[3]). Es ist aus diesem ganzen Verhalten und aus der Erscheinung der Summation geschlossen worden, daß bei jenen Reflexsystemen, von denen aus zusammengesetzte Reflexe zur Durchführung kommen, nicht eine afferente Nervenfaser eine Beziehung zu einer Ganglienzelle des nächsten Neurons aufnimmt, vielmehr soll sie mit mehreren solchen — motorischen Vorderhornzellen — in Verbindung stehen[4]). Es würde dann der Erfolg der von mehreren afferenten Bahnen dem Rückenmark zugeleiteten Erregungen davon abhängig sein, in welchem Ausmaße und vor allem in welchem Abstand sich die Erregungen in gemeinsamen Strecken folgen, d. h. es würde sich die absolute und relative refraktäre Phase geltend machen (vgl. hierzu S. 468).

Von ganz besonderem Interesse ist die Entscheidung der Frage, ob für die Ganglienzellen das Alles-oder-Nichts-Gesetz Gültigkeit hat oder nicht. Die vorliegenden Beobachtungen zeigen ohne weiteres, daß das offenbar nicht der Fall ist. Freilich muß auch in dieser Richtung weitergeforscht und festgestellt werden, ob der einzelne Erregungsvorgang jeweilen die ganzen Zellsysteme ergreift, oder aber, ob die Möglichkeit besteht, daß nur Anteile von diesen an ihm beteiligt sind. Kurz streifen wollen wir noch das Bestreben, durch Einwirkenlassen von bestimmten Stoffen, wie narkotisch wirkenden Mitteln und vor allem von Strychnin[5]), das die Erregbarkeit von

[1]) Vgl. hierzu *R. Matthaei:* Deutsche med. Wochenschr. **48**. 1164 (1922); Z. f. allg. Physiol. **20**.193 (1923). — *U. Ebbecke: Pflügers* Archiv. **195**. 555 (1922). — [2]) Vgl. hierzu *C. S. Sherrington:* The integrative action of the nervous system. New York 1906. — *F. S. Lee* u. *S. Everingham:* Americ. j. of physiol. **24**. 384 (1909). — *A. Forbes:* Ebenda. **31**. 102 (1912). — [3]) Vgl. hierzu *B. R. Lutz:* Americ. j. of physiol. **45**. 507 (1918). — [4]) Vgl. *A. Forbes:* Americ. j. of. physiol. **56**. 273 (1921). — Vgl. auch *A. Forbes* u. *A. Gregg:* Americ. j. of physiol. **39**. 172 (1915). — [5]) *J. G. Dusser de Barenne* konnte z. B. durch segmentare Auftragung von

Nervenzellen — insbesondere von sensiblen[1]) — stark steigert, Einblick in die „Struktur" der einzelnen Reflexsysteme zu erhalten. Die genaue Feststellung des Angriffspunktes der einzelnen Stoffe mit bekannter Wirkung vermag uns einen Einblick in den Aufbau der Reflexbogen zu geben. Man denkt bei vielen, die Funktionen des Nervensystems — gemessen am zeitlichen Verlauf von Reflexen und ihrer Auswirkung — beeinflussenden Produkten an eine Einwirkung auf jene Stellen, die den Übergang von einem Neuron zu einem anderen vermitteln. Man hat von einer Synapse gesprochen[2]). Wir haben von dieser Bezeichnung bisher absichtlich keinen Gebrauch gemacht, weil wir jene Übergangsstelle zur Zeit nicht eigentlich kennen, vielmehr nur aus mancherlei Befunden auf ihre Anwesenheit schließen und ihr besondere Eigenschaften zuschreiben. Die Synapse ist jenem „System" an die Seite gestellt worden, das die Beziehung zwischen Nerven- und Muskelfaser vermittelt (vgl. hierzu S. 9)[3]). Es ist ihr weiterhin die Funktion zuerteilt worden, Erregungen in nur einer Richtung fortzuleiten und dadurch eine doppelsinnige Ausbreitung von Erregungsvorgängen auszuschließen[4]). Daß Erregungen, die innerhalb bestimmter Bahnen verlaufen, bestimmte Anteile des Reflexbogens nicht überschreiten, konnte in besonders überzeugender Weise durch den folgenden Versuch bewiesen werden[5]). Wir erinnern uns des Umstandes, daß „Reflexzentren" ganz besonders leicht ermüden[6]), sofern nicht, wie es beim Eigenreflex der Fall ist, die Beteiligung von solchen am ganzen Vorgang offensichtlich sehr gering ist. Wird nun vom motorischen Nerven aus dauernd gereizt, so bleibt die Ermüdung jener Zentren aus. Es gelangt die Erregung nicht bis zu den so leicht ermüdbaren Stellen. Der Synapse ist ferner eine große Rolle bei den Hemmungsvorgängen zuerkannt worden. Man kann sich vorstellen, daß da, wo die Endverzweigungen des Nervenfortsatzes eines Neurons an die Dendriten eines anderen angrenzen, verschiedene Grenzschichten mit verschiedenen und veränderlichen Eigenschaften einander gegenüberstehen. Je nach den Vorgängen, die sich an ihnen vollziehen, kann die zufließende Erregung in der Fortleitung begünstigt oder aber gehemmt sein. Vielleicht spielen dabei bestimmte Ionen eine Rolle. So wissen wir z. B., daß die Reflexerregbarkeit des Zentralnervensystems bei Abwesenheit von Kalziumionen verschwindet[7]). Nicht unerwähnt wollen wir lassen, daß

Strychnin auf die dorsale Fläche des Rückenmarks Anteile abgrenzen, die nach Form, Lage und Ausdehnung den Dermatomen (vgl. Physiologie III, S. 573) entsprechen. Vgl. Folia neuro-biologica. **5**. 342 (1911); **7**. 549 (1913). — [1]) *M. Verworn:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 385 (1900); Suppl. 152 (1900). — *S. Baglioni:* Ebenda. Suppl. 193 (1900); Arch. f. allg. Physiol. **2**. 556 (1903); **5**. 43 (1905); **9**. 1 (1909). — [2]) *C. S. Sherrington:* The integrative action of the nervous system. Scribners sons. New York. 1906. — [3]) *E. D. Adrian* u. *K. Lucas* (J. of physiol. **44**. 68 [1912].) haben die Wirkung der Summation von Reizen in Beziehung zur Synapse gebracht. — [4]) *F. Gotch* u. *V. Horsley:* Philos. transact. 267 (1891). — *C. S. Sherrington:* The integrative action of the nervous system. New York 1906. — Eine andere Erklärung der irreversiblen Erregungsleitung vgl. bei *R. S. Lillie:* Americ. j. of physiol. **34**. 414 (1914). — [5]) Vgl. hierzu *Julius Vésci:* Arch. f. allg. Physiol. **10**. 216 (1910). — [6]) Vgl. hierzu die Beobachtung von *David H. Dolley* (Americ. j. of physiol. **25**. 151 [1909]) über Veränderungen an ermüdeten Nervenzellen. — [7]) Vgl. *E. Overton: Pflügers* Archiv. **105**. 176 (1904).

die Annahme besonderer Abgrenzungen zwischen den einzelnen Neuronen von der Vorstellung aus, daß die die Erregung leitenden Fibrillen sich von Nervenzellgebiet zu Nervenzellgebiet ohne Unterbrechung fortsetzen, gewisse Schwierigkeiten bereitet, es sei denn, man stelle sich vor, daß sich beim Erregungsvorgang zwischen Fibrillen und ihrer Umgebung Vorgänge abspielen, die für seine Durchführung maßgebend sind. In diesem Falle ist es ganz gut denkbar, daß beim Übergang von einem „Neuron“ zu einem anderen die Zusammensetzung und die Eigenschaften der „äußeren“ Schicht wechseln und dadurch Besonderheiten bedingt sind.

Vorlesung 19.

Bedingte Reflexe. Gewohnheiten. Instinkte. Überblick über den augenblicklichen Stand der Erforschung der Reflexvorgänge und damit von Funktionen des Zentralnervensystems. Bedeutung der Reflexvorgänge für den gesamten Organismus.

Wir haben eine ganze Reihe von Erscheinungen kennengelernt, die den Reflexvorgang begleiten. Am meisten fesselt unser Interesse das, was in unmittelbarem Zusammenhange mit der Ausbildung des erregten Zustandes geschieht. Es ist die Phase der Unerregbarkeit, die so tief in die Auswirkung von Erregungsvorgängen eingreift. Sie ist zeitlich nicht ein für allemal festgelegt, vielmehr in ihrer Dauer veränderlich. Wir haben erfahren, daß von mannigfaltigen Seiten ausgehende Erregungen sich dadurch gegenseitig beeinflussen können, daß sie in einer gemeinsamen Strecke des in Betracht kommenden Reflexsystems zusammentreffen. Außerdem können von verschiedenen Stellen ausgehende Erregungen dadurch Einfluß aufeinander gewinnen, daß die in Betracht kommenden Nervenfasern zu einer Reihe von Vorderhornzellen in Beziehung stehen. Auch hierbei ergibt sich die Möglichkeit des Zusammentreffens von Erregungsvorgängen in einer „gemeinsamen Strecke", wobei diese vielleicht durch eine von verschiedenen Stellen aus erregte Nervenzelle dargestellt sein kann. Wir erkennen in der Auswirkung von Reizen mit ihren mannigfaltigen Erfolgen in besonders sinnfälliger Weise, wie ein Vorgang den anderen beeinflußt und ihm die Wege weist, sei es im Sinne einer Förderung oder Hemmung. Es liegt ein Verhalten vor, das dem an die Seite zu stellen ist, wie wir es so oft bei der Besprechung von Zellfunktionen kennengelernt haben. Es kommt z. B. zur Auslösung eines Stoffwechselvorganges. Es wird ein Substrat abgebaut und Energie in Freiheit gesetzt. Es bedarf zur Einleitung dieses Vorganges eines Anstoßes, z. B. in Gestalt eines durch irgendeinen Reiz ausgelösten Erregungsvorganges, wobei dieser jenes Zellgebiet, in dem sich der erwähnte Stoffwechselprozeß vollzieht, entweder direkt beeinflußt oder aber indirekt, indem durch ihn die Aussendung eines bestimmten Inkretes veranlaßt wird, durch das dann jene Bedingungen geschaffen werden, unter denen Fermente und Substrate in Beziehung treten können. Ist einmal ein bestimmtes Zellgeschehen in dieser oder jener Weise in Gang gebracht, dann folgen sich eine ganze Reihe von Vorgängen automatisch. Selbstregulationen treten in Tätigkeit. Ionenwirkungen und Umstellungen physikalisch-chemischer Art machen sich geltend. Als

Ergebnis all der mannigfaltigen Vorgänge bemerken wir eine bestimmte Funktion, die innerhalb des gesamten Geschehens im Organismus einen bestimmten Platz einnimmt und sich mittelbar oder unmittelbar in Funktionen weiterer Zellsysteme auswirkt. Gewiß haben wir es bei jedem Zellgeschehen mit Vorgängen zu tun, die andere begünstigen und wieder andere hemmen. Der Stoffwechselvorgang als solcher schaltet, während er sich vollzieht, manchen anderen Vorgang aus, so daß auch hier in gewissem Sinne absolute und relative refraktäre Phasen eine Rolle spielen dürften. Wenn wir auch a priori anzunehmen geneigt sind, daß die besonderen Zustände innerhalb des Nervensystems ein besonderes Geschehen als Grundlage haben, das charakteristisch für die ihm angehörenden Anteile ist, so besteht doch die Möglichkeit, daß im Prinzip in allen Zellarten gleiche grundlegende Prozesse wegleitend für die Fortführung bestimmter Kettenreaktionen sind. Die Feststellung der großen Bedeutung des Einzelgeschehens bei der Durchführung von Reflexvorgängen und insbesondere der Beeinflussung des Erregbarkeitszustandes stellt nur eine Etappe in der Erforschung der Funktionen des Nervengewebes dar. Es gilt nun, von der geschaffenen Grundlage aus jenen Vorgängen auf die Spur zu kommen, die den Zustand der Erregbarkeit bedingen. Gewiß wird es sich auch hierbei um Prozesse handeln, die in engster Beziehung zu Änderungen des Zustandes von Zellinhalt stehen, und zwar in Gestalt von solchen der Ionenkonzentration und der Beschaffenheit von an der Bildung von Grenzschichten beteiligten Substratteilchen, wobei gewiß auch Veränderungen in der Durchlässigkeit von solchen eine bedeutsame Rolle spielen.

Wir haben uns bei der Besprechung der Reflexvorgänge im wesentlichen an die grundlegend wichtigen Erscheinungen gehalten und haben es absichtlich vermieden, die große Fülle von Einzelbeobachtungen auszuschöpfen. Es mag genügen, dargetan zu haben, daß so komplizierte Vorgänge, wie das Gehen und Springen, ohne Mitwirkung des Großhirnes zur Durchführung gelangen, um klarzustellen, in welchem Ausmaße Reflexvorgänge weite Funktionsgebiete innerhalb unseres Organismus beherrschen. Wir erinnern uns dabei weiterhin jener großen Anzahl von Reflexgeschehnissen, die z. B. bei der Verdauung die Fortführung des Speisebreies und die Abgabe der erforderlichen Sekrete beherrschen. Ferner ersteht vor unserem Auge jene Fülle von Reflexvorgängen, die Kreislauf und Atmung regeln. Endlich gedenken wir jener Reflexvorgänge, die der Regulierung des Lichteinfalles in das Auge dienen und dessen dioptrischen Apparat ohne unser Zutun der Entfernung des Objektes von ihm anpassen.

Überall, wohin wir auch unsere Aufmerksamkeit lenken, begegnen wir Vorgängen, die von einem Reiz ausgelöst, treffe er nun Sinneszellen, oder handle es sich um die Beeinflussung eines Reflexzentrums vom Blute aus — es sei in dieser Hinsicht z. B. der in der Medulla oblongata befindlichen, der Unterhaltung und der Regulation der Atemtätigkeit und der Beeinflussung des Kreislaufsystems dienenden Anteile des Nervengewebes gedacht —, in Form von Kettenreaktionen zum Ablauf kommen. Aber auch bei jenem Geschehen, das wir als höchste Leistungen des Nervensystems ansprechen, nämlich bei der Ausbildung von Empfindungen mit ihren Auswirkungen, den Vorstellungen u. s. w. und der

Ausführung bewußter Handlungen sind in großem Ausmaße Vorgänge beteiligt, die ohne jeden Zweifel sich nicht von denen unterscheiden, die wir bei den Reflexvorgängen kennengelernt haben. Der Willensimpuls erstreckt sich nicht auf die Durchführung aller, einer bestimmten Bewegung dienenden Einzelvorgänge. Er vertritt den Reiz, der jene zur Auslösung bringt, und bedingt, daß Kettenvorgänge zum Ablauf kommen, in deren Gefolge von bestimmten Zentren und Bahnen aus zentral ausgelöste Erregungsvorgänge bestimmten Muskeln übermittelt werden. Agonisten werden zur Kontraktion gebracht und Antagonisten entsprechend entspannt. Sofort machen sich propriozeptive Reize, die auf im Muskelgewebe befindliche Sinneszellen einwirken, geltend, d. h. es werden Vorgänge ausgelöst, die reflektorisch regelnd auf den willkürlich ausgelösten Bewegungsvorgang einwirken.

Die Herauslösung jener Anteile von mit Bewußtsein verknüpften Geschehnissen, die wir in Beziehung zu solchen bringen können, die ganz allgemein dem besonderen Bau und den speziellen Eigenschaften des Nervengewebes entsprechen, aus der Reihe jener, für die wir eine solche zur Zeit nicht kennen, ist geeignet, uns immer tiefer an jene Vorkommnisse in unserem Organismus heranzuführen, die zur Zeit mit den Methoden der naturwissenschaftlichen Forschung nicht anzugehen sind. Einen bedeutsamen Vorstoß in dieser Richtung bedeutet das Studium bedingter Reflexe — sie sind auch assoziative genannt worden[1]) —, das durch eine Reihe grundlegender Beobachtungen von *I. P. Pawlow*[2]) eingeleitet worden ist. Wir haben dieser Reflexarten bereits mehrfach gedacht[3]). Wir erfuhren, daß die Verdauungsdrüsen von mannigfachen Stellen aus zur Sekretion angeregt werden können. Reize, die Sinneszellen treffen, die der Schleimhaut von Anteilen des Verdauungsapparates angehören, können sie in Gang bringen. Uns interessiert hier am meisten, daß die Weckung bestimmter Vorstellungen genügt, um die in Frage kommenden Drüsenzellen so zu beeinflussen, daß es zur Abgabe von Verdauungssäften kommt. Eine bestimmte Geruchsempfindung erinnert uns an eine Speise. Der Appetit auf diese ist geweckt. Ohne unser Zutun, und ohne daß wir davon Kenntnis erhalten, werden Geschehnisse vermittelt, die sich in Sekretionsvorgängen mit allen ihren Folgeerscheinungen auswirken. Wir hören ein Messer wetzen oder mit Tellern klappern. Wir sind hungrig und denken sofort an Essen. Wir sehen ferner eine bestimmte Nahrung oder beobachten, wie z. B. jemand in einen Apfel beißt — es läuft uns sofort das Wasser im Munde zusammen! Derartige Befunde regten zu Forschungen über Beziehungen zwischen bestimmten Empfindungen, bestimmten Vorstellungen und der Auslösung eines bestimmten Geschehens an. Am geeignetsten erschien es, solche zu Sekretionsvorgängen zu knüpfen, und zwar deshalb, weil diese sich in objektiver Weise messend verfolgen lassen. So kam man dazu, einem Hunde nur dann Nahrung zu

---

[1]) *W. Bechterew:* Allgemeine Grundlagen der Reflexologie des Menschen. Staatsverlag, Moskau 1923. Schweiz. Arch. f. Neur. u. Psych. **131**. 61 (1923); Z. f. d. ges. Neurol. u. Psych. **88**. 26 (1924). — [2]) *I. P. Pawlow:* Ergebnisse der Physiologie (herausgegeben von *Asher-Spiro*). **3** (1). 177 (1904); **11**. 357 (1911). — [3]) Physiologie I, S. 79, 88.

geben, wenn ein bestimmter Ton ertönte oder eine bestimmte Farbe einwirkte. Das Wesentliche bei dieser Versuchsanordnung ist, daß ein Reiz von der Mundhöhle aus wirkt — Futteraufnahme — und zugleich ein Erregungsvorgang vom Schall- oder Lichtsinnapparat zentralwärts geleitet wird. Nach einiger Zeit beobachtete man, daß das Hören des betreffenden Tones oder der Anblick der gewählten Farbe genügte, um bei dem vorbehandelten Tiere jene Kettenreaktion zur Auslösung zu bringen, als deren Endergebnis wir die Sekretabgabe in Erscheinung treten sehen. Die große Bedeutung dieser Versuche liegt darin, daß wir ein objektives Zeichen des Erfolges eines in bestimmter Weise ausgelösten Geschehens innerhalb bestimmter Gebiete des Zentralnervensystems vor uns haben[1]). Wir erkennen, daß bestimmte Verdauungsdrüsen, die durch besondere Eingriffe der Beobachtung zugänglich gemacht sind[2]), entweder nicht sezernieren oder aber nur eine bestimmte Menge Sekret in bestimmten Zeiten abgeben. Nun lassen wir einen bestimmten Ton einwirken. Die Sekretion kommt nicht in Gang bzw. sie vermehrt sich nicht. Jetzt ertönt jener Ton, bei dem wir dem Tier sonst Futter gegeben haben. Siehe da, die Sekretion setzt ein, bzw. sie nimmt zu. Auch von der Haut aus lassen sich bedingte Reflexe herstellen, z. B. durch Abkühlung. Je stärker der Reiz ist, um so größer der Erfolg. Gleichzeitig mit dem Hautreiz wird durch Verabreichung von Futter oder durch Einbringen von Säure in die Mundhöhle ein unbedingter Reflex ausgelöst. Er hat Speichelsekretion zur Folge.

Betrachten wir den Weg etwas genauer, der zur Erforschung von Leistungen des Zentralnervensystems an Hand objektiv feststellbarer Erscheinungen geführt hat, die als psychische Phänomene nicht mit naturwissenschaftlichen Methoden angreifbar zu sein schienen. Wir vergleichen zunächst das Verhalten eines hungrigen und eines gesättigten Hundes in ihrem Verhalten gegenüber Nahrung. Der erstere bewegt sich gierig auf das Futter zu. All sein Streben ist darauf gerichtet, es zu erreichen und aufzunehmen. Seine Speicheldrüsen geraten in Tätigkeit, und bald folgen dann die Magendrüsen und die Pankreasdrüse in der Abgabe von Sekreten nach. Der gesättigte Hund verhält sich „refraktär". Es kommt nicht zur Auslösung von Erregungsvorgängen. Wird dem hungernden Tier — gemeint ist ein solches, bei dem seit der letzten Nahrungsaufnahme einige Zeit vergangen ist — das Futter mehrere Male, ohne es ihm zu geben, gezeigt, dann hat der Anreiz einen immer geringeren Erfolg, und schließlich bewirkt er keine Sekretion mehr[3]).

---

[1]) Vgl. hierzu *J. P. Pawlow:* Die höchste Nerventätigkeit (das Verhalten) von Tieren (übersetzt von *G. Volborth*). J. F. Bergmann, München 1926; vgl. auch Schweiz. Arch. f. Neur. u. Psych. **13**. 568 (1923). — Die umfangreiche Literatur über bedingte Reflexe findet sich aufgeführt bei: *N. A. Podkopaew:* Die Methodik der Erforschung der bedingten Reflexe. J. F. Bergmann. München 1926. — Vgl. auch *Edward L. Thorndike:* Animal intelligence: An experimental study of the association processes in animals. 1898. — Vgl. auch *O. Kalischer:* Sitzungsber. d. Preussischen Akad. d. Wissenschaften, Berlin. Sitzung der physikal.-mathem. Kl. vom 21. Februar 1907. — [2]) Vgl. hierzu Physiologie I, Vorlesung 4—6. — [3]) *J. F. Tolotschinow:* C. r. du congrés des naturalistes et méd. du Nord à Helsingfors 1902.

In der folgenden Tabelle ist das Ergebnis eines solchen Versuches dargestellt.

Zeit	Art des Reizes	Dauer des Reizes	Speichelmenge
2 Uhr 04 Min. nm.	Anblick von Fleischpulver	1 Minute	0·40 cm^3
2 „ 49 „ „	„ „ „	1 „	0·30 „
2 „ 52 „ „	„ „ „	1 „	0·20 „
2 „ 55 „ „	„ „ „	1 „	0·10 „
2 „ 58 „ „	„ „ „	1 „	0·05 „
3 „ 01 „ „	„ „ „	1 „	0·05 „
3 „ 04 „ „	„ „ „	1 „	0·00 „

Der Erfolg eines solchen Versuches hängt ganz und gar davon ab, ob alle Bedingungen, unter denen er vorgenommen wird, peinlich genau gleich gehalten werden. Es muß die gleiche Person mit gleichen Bewegungen den gleichen Futternapf hinreichen. Je größer das Intervall zwischen den einzelnen Darbietungen des Futters ist, um so länger dauert es, bis die Speichelsekretion versagt. Es vergeht dann längere Zeit, bis der „Speicheldrüsenreflex" durch den angewandten Reiz wieder auslösbar wird. Wird dagegen ein andersartiger Reiz angewandt, dann tritt sofort ein Erfolg ein. Hat man z. B. wiederholt getrocknetes Fleisch gezeigt, und ist dadurch der bedingte „Speichelreflex" wirkungslos geworden, dann hat z. B. das Vorzeigen einer gefärbten Säure Erfolg — dabei ist vorausgesetzt, daß dem Hunde diese früher in die Mundhöhle gebracht worden ist. Ist ein bedingter Reflex durch rasche Wiederholung eines bestimmten „Fernreizes" — gemeint ist ein nicht die Mundschleimhaut treffender Reiz — wirkungslos geworden, dann kann auch dadurch wieder ein Erfolg erzielt werden, daß ein anderer bedingter Reflex vermittelt wird. So hat das Vorzeigen von Milch Erfolg, wenn ein Versagen nach wiederholter Darreichung von Fleisch stattgefunden hat. Die „Abstumpfung" des Reizerfolges nach seiner Wiederholung erinnert an ein entsprechendes Verhalten von Sinneszellen. Wir sprachen seinerzeit von einer Adaptation derselben an bestimmte, durch wiederholte gleiche Reize hervorgerufene Bedingungen. Wird, nachdem durch wiederholtes Vorzeigen des gleichen Futters die Speichelsekretion zum Stillstand gekommen ist, nun etwas von dem Futter oder, was besonders interessant ist, ein ganz indifferenter Stoff in die Mundhöhle gebracht, so hat das Vorzeigen der Nahrung wieder Erfolg.

Die folgenden Versuchsergebnisse[1]) belegen das Mitgeteilte.

Zeit	Art des Reizes	Dauer des Reizes	Speichelmenge
11 Uhr 34 Min.	Vorhalten von Fleischpulver	1 Minute	0·70 cm^3
11 „ 37 „	„ „ „	1 „	0·40 „
11 „ 40 „	„ „ „	1 „	0·20 „
11 „ 43 „	„ „ „	1 „	0·05 „
11 „ 46 „	„ „ „	1 „	0·00 „

[1]) Vgl. *J. P. Pawlow:* l. c. S. 30. Zitat [1]), S. 495.

Um 11 Uhr 49 Minuten wird mittels gefärbter Säure ein „Fernreiz" ausgeübt, und zwar eine Minute lang. Es kommt zur Abgabe von 1·2 cm^3 Speichel. Nun wird der Versuch mit Vorzeigen von Fleischpulver fortgesetzt:

Zeit	Art des Reizes	Dauer des Reizes	Speichelmenge
11 Uhr 52 Min.	Vorhalten von Fleischpulver	1 Minute	0·1 cm^3
11 „ 55 „	„ „ „	1 „	0·0 „
		Insgesamt	0·1 cm^3 Speichel

Um 11 Uhr 58 Minuten wird dem Hund die Säure in den Mund gebracht, d. h. es wird ein unbedingter Reflex ausgelöst. Der Erfolg ist die Abgabe von 3·5 cm^3 Speichel. Es erfolgt nun wieder das Vorzeigen von Fleischpulver:

Zeit	Art des Reizes	Dauer des Reizes	Speichelmenge
12 Uhr 02 Min.	Vorhalten von Fleischpulver	1 Minute	0·4 cm^3
12 „ 05 „	„ „ „	1 „	0·3 „
12 „ 08 „	„ „ „	1 „	0·1 „
12 „ 11 „	„ „ „	1 „	0·0 „

Jetzt wird eine Säurelösung angewandt, die stärker ist, als die zuvor eingeführte. Wieder wird ein unbedingter Reflex ausgelöst. Es kommt zur Absonderung von 8·0 cm^3 Speichel. Nunmehr wird mit dem Vorzeigen des Fleischpulvers fortgefahren:

Zeit	Art des Reizes	Dauer des Reizes	Speichelmenge
12 Uhr 20 Min.	Vorhalten von Fleischpulver	1 Minute	0·70 cm^3
12 „ 23 „	„ „ „	1 „	0·40 „
12 „ 26 „	„ „ „	1 „	0·20 „
12 „ 29 „	„ „ „	1 „	0·15 „
12 „ 32 „	„ „ „	1 „	0·05 „
12 „ 35 „	„ „ „	1 „	0·00 „
12 „ 38 „	„ „ „	1 „	0·00 „
		Insgesamt	1·50 cm^3 Speichel

Weiterhin fesselt unser Interesse der Umstand, daß mehrere Eigenschaften des Futters für sich allein die Sekretion der Speicheldrüsen anzuregen vermögen. So kann man dem Hunde die Hand, die Fleisch angefaßt hat, hinhalten. Er riecht das und zeigt sofort alle Anzeichen einer Erregung. Die Sekretion der Speicheldrüsen

kommt in Gang. Ferner kann man das Futter aus großer Entfernung zeigen. Der Anblick desselben genügt in Hinsicht auf die Speichelsekretion zu einem Erfolg. Wirken alle Reize zugleich ein, dann ist die Wirkung, gemessen an der Speichelabgabe, größer, als wenn nur ein bestimmter Reiz seinen Einfluß geltend macht. Wir erkennen in diesem Verhalten ohne weiteres Anklänge an Erscheinungen, die wir bei anderen Reflexvorgängen kennengelernt haben. Von besonderer Bedeutung ist der folgende Befund. Man zeigt einem Hunde Wasser, dem ein schwarzer Farbstoff zugesetzt ist. Es erfolgt keine Reaktion. Jetzt führt man dem Tiere etwas schwarz gefärbte Säure in die Mundhöhle ein. Nunmehr hat das Vorzeigen des schwarz gefärbten Wassers den Erfolg einer intensiven Speichelabgabe. Läßt man einen Duftstoff einwirken, der dem Hunde unbekannt ist, dann bleibt jeder Einfluß auf die Speichelsekretion aus. Wirkt er jedoch lokal reizend (ätzend) auf die Mund- oder Nasenschleimhaut ein und ist dadurch eine Speichelabgabe in Gang gekommen, dann wird die Geruchsempfindung allein zu einer Beeinflussung von Speicheldrüsen führen.

Weiterhin ist bedeutungsvoll, daß, während trockenes Brot lebhafte Speichelsekretion von seiten der Parotis hervorruft, das beim feuchten, d. h. nichtgetrockneten Fleisch nicht der Fall ist. Wir bemerken, wie der Hund beim Vorzeigen des letzteren sich gierig auf dasselbe stürzt und die größten Anstrengungen macht, es zu erhalten. Obwohl sich das Tier in größter psychischer Erregung befindet, wirkt sich diese nur in Bewegungsvorgängen, nicht aber in der Sekretabgabe der genannten Drüse aus. Trockenes Brot dagegen bewirkt beim Vorzeigen eine lebhafte Speichelbildung. Ist diese im Gange, dann kann der Anblick von Fleisch sie aufheben. Lebhafte Bewegung im Anschluß an akustische oder Lichtreize u. dgl. kann gleichfalls eine im Gange befindliche Speichelsekretion zum Versiegen bringen. Wahrscheinlich läßt sich das Nichteintreten der Sekretion der Parotis beim Vorzeigen von Fleisch ebenfalls auf die motorische Reaktion der Tiere zurückführen.

Von derartigen Beobachtungen aus erfolgte nun die systematische Untersuchung der Herbeiführung bedingter Reflexe und vor allem eine Prüfung ihres Verhaltens unter verschiedenen Bedingungen. Zunächst ist von grundlegender Bedeutung, daß zu ihrer Ausbildung es unerläßliche Bedingung ist, daß jene an und für sich nicht wesentlichen Eigenschaften eines Objektes, mit deren Hilfe man einen bedingten Reflex zur Auslösung bringen will, gleichzeitig mit solchen wesentlicher Art zur Einwirkung gelangen. Wir haben dieses Umstandes schon gedacht, als wir mitteilten, daß die Darbietung von gefärbtem Wasser so lange erfolglos bleibt, als nicht durch das Einbringen von z. B. schwarz gefärbter Säure eine Speichelsekretion bewirkt worden ist, d. h. es muß ein unbedingter Reflex für den bedingten die für sein Zustandekommen erforderlichen Bedingungen schaffen. Eine andere Art, einen bedingten Reflex hervorzurufen, ist die folgende. Es wird das Versuchstier in einen dunklen Raum gebracht. In einem bestimmten Moment wird elektrisches Licht eingeschaltet. Es zeigt sich kein Einfluß auf die Speichelsekretion. Der

Versuch wird wiederholt. Nachdem das Licht eine halbe Minute eingewirkt hat, erhält das Tier Fleisch. Der gleiche Versuch wird mehrmals durchgeführt. Schließlich genügt die Einschaltung der Beleuchtung, um eine Speichelabgabe herbeizuführen. Wendet man einen Duftstoff an, z. B. Kampfer, dann muß man während seiner Einwirkung zugleich, z. B. durch Einbringen einer Säure in den Mund, die Speichelsekretion in Gang bringen. Will man von der Haut aus einen bedingten Reflex zur Ausbildung bringen, dann muß jeder besondere Reiz — mechanischer Reiz, Wärme- und Kältereiz — für sich gemeinsam mit einem unbedingten Reiz zur Einwirkung gelangen. Während jedoch ein eine bestimmte Hautgegend treffender Temperaturreiz auch dann im Sinne eines bedingten Reflexes Erfolg hat, wenn eine andere Hautstelle von ihm getroffen wird, als zu seiner Ausbildung gewählt worden war, ist das beim mechanischen Reiz nicht der Fall.

Es sei am geschilderten Lichtversuch dargelegt, was sich bei der Ausbildung des bedingten Reflexes ereignet. Es muß eine Beziehung zwischen der durch den Anblick des Lichtes ausgelösten Empfindung und dem Speichelzentrum zustande kommen, d. h. es muß vom kortikalen Sehzentrum aus eine Verbindung zu jenem Zentrum geknüpft werden. Es ist nicht ausgeschlossen, daß bei der Herstellung der genannten Beziehungen sympathische Bahnen die Vermittlung übernehmen. Wir haben mancherlei Anhaltspunkte dafür, daß von der Großhirnrinde aus den Sympathikuszentren des Zwischenhirns und tiefer gelegener Anteile des Zentralnervensystems Erregungen zugeführt werden. Es ist wohl möglich, daß das sympathische System in viel ausgedehnterem Maße in engster Beziehung zu allen zerebralen und spinalen Zentren steht, als das jetzt bekannt ist.

Es ist an und für sich von größtem Interesse, daß wir imstande sind, experimentell eine Verknüpfung von intrazentralen Anteilen des Nervensystems herbeizuführen. Interessanterweise ist eine solche nicht ohne weiteres eine dauerhafte, vielmehr kann sie wieder gelöst werden. Fällt die Erregung des Speichelzentrums, ausgelöst durch einen unbedingten Reflex, nochmals mit einer solchen eines sensorischen Zentrums zeitlich zusammen, dann wird die Beziehung zwischen beiden gefestigt. Man kann sich die Vorstellung zu eigen machen, daß jeder Erregungsvorgang sich ganz allgemein über jenes Gebiet des Zentralnervensystems auswirkt, das von ihm in erster Linie in einen veränderten Zustand versetzt wird. Vor allem dürfte stets in wechselndem Ausmaß das sympathische System beteiligt werden, ja es ist vielleicht ganz allgemein bei allen Erregungsvorgängen im Organismus, an denen das Nervensystem Anteil hat, in irgendeiner Form in Anspruch genommen. Im allgemeinen bemerken wir von diesen Auswirkungen wenig oder nichts. Sie veranlassen da und dort eine Bereitschaftsstellung, die jedoch wieder in den Ausgangszustand übergeht, wenn kein weiterer Erregungszustand zur Auslösung kommt, d. h. keine besondere Beanspruchung vorliegt. Ist dagegen neben einem bestimmten Zentrum zugleich ein weiteres im Zustand der Erregung, dann besteht die Möglichkeit einer gegenseitigen Beeinflussung der betreffenden Zentren. Man könnte eine gewisse Analogie in der Beob-

achtung erblicken, daß eine Erregung, die z. B. von Hautsinnesorganen ausgeht, zunächst gleich viel Aussicht hat, motorischen Vorderhornzellen zuzufließen, die in Verbindung mit Streckern und ferner mit Beugern stehen. Wir bemerken jedoch, daß je nach dem Spannungszustand der in Frage kommenden Muskelgebiete die eine oder andere Muskelgruppe zur Kontraktion gebracht wird, und zwar ist es diejenige, die sich im gedehnten Zustande befindet (vgl. S. 478). Propriozeptive Reize bedingen, daß von diesen Muskeln Erregungen ausgehen, die im zugehörigen Zentrum einen Zustand schaffen, der für die Schaltung der im Rückenmark eintreffenden Erregung maßgebend ist. In ähnlicher Weise könnte der erregte Zustand zweier Zentren bei Vorhandensein geeigneter Bedingungen zu einer Verbindung führen, die längere Zeit aufrechterhalten werden kann, jedoch mehr oder weniger leicht wieder aufgegeben wird, wenn sich das gleiche Geschehen nicht wiederholt. Was die besonderen Bahnen anbetrifft, welche Beziehungen zwischen Zentren knüpfen, die bis dahin in gleicher Weise nicht zusammenarbeiteten, so besteht die Möglichkeit, daß innerhalb des Nervensystems zahlreiche Reservebahnen vorhanden sind, die unter gewöhnlichen Verhältnissen keine Verwendung finden. Wir denken dabei unwillkürlich an den Befund, daß in den verschiedensten Organen auch nicht alle angelegten Blutgefäßkapillaren beständig in Funktion sind und z. B. in der Niere, im Muskel und sicherlich auch in anderweitigen Gefäßgebieten dann außer Funktion gesetzt bleiben, wenn keine besonderen Ansprüche von seiten des Blutes zu befriedigen sind. Auf bestimmte Reize hin öffnen sich jene Gefäßgebiete. So können vielleicht auch zahlreiche Nervenbahnen unter gewissen Umständen außer Funktion sein, um sofort einzuspringen, wenn besondere Aufgaben zu erfüllen sind. Übrigens ist die Knüpfung neuer Beziehungen an und für sich nichts Außergewöhnliches. Wir haben erfahren, daß im Laufe der Entwicklung des Nervensystems die einzelnen Reflexe mehr und mehr lokalisiert werden, und sich ferner bei ihrer Durchführung mehr und mehr höhere Zentren bemerkbar machen. Schließlich bilden sich dann ohne Zweifel im Anschluß an Erregungsvorgänge, die sich wiederholen, bestimmte Reflexsysteme aus. Ferner haben wir besprochen, wie von der Schallempfindung aus sich das Sprechen entwickelt und wie auch hier Erregungskomplexe zur Verknüpfung von Zentren führen. Endlich haben wir noch darauf hingewiesen, wie auch beim Schreiben Zusammenfassungen von Bewegungserregungen von Zentren aus erfolgen, die „Übung" zur Voraussetzung haben. Bei jedem zusammengesetzten Bewegungsprozeß entwickelt sich in immer feinerer Weise ein fein abgestuftes Zusammenspiel von Agonisten und Antagonisten. Geleitet wird es von Beziehungen bestimmter Art, die sich auf bestimmte, sich wiederholende Erregungsabläufe hin ausgebildet haben.

Wird ein bedingter Reflex rasch hintereinander wiederholt, dann bleibt der Erfolg aus. Nun wissen wir, daß Reflexvorgänge — eine Ausnahme machen die Eigenreflexe (vgl. S. 437) — auffallend rasch „ermüdbar" sind (vgl. hierzu S. 461). Es ist naheliegend, auch im vorliegenden Falle an Zustandsänderungen zu denken, die die Auslösung des Reflexes verunmöglichen. Nach einiger Zeit gelingt es wieder, ihn zur Wirkung zu bringen, und zwar, ohne daß ein unbedingter

Reflex mit dem ihn begleitenden Erregungszustand verknüpft zu werden braucht. Von großer Bedeutung ist, daß der qualitativen und quantitativen Einstellung der Speichelsekretion auf Reize, die die Mundschleimhaut treffen, auch eine „psychische" entspricht. So erhalten wir bei der Aufnahme von trockenem Brot eine lebhafte Speichelbildung. Das gleiche ist der Fall, wenn solches nur gezeigt wird. Der Speichel kann ferner je nach dem vorhandenen „Nahreiz" und dem entsprechenden „Fernreiz" reich oder arm an Schleim sein u. s. w.

Aus der großen Zahl von Untersuchungen, die unternommen worden sind, um an Hand der Beeinflussung der Speichelsekretion Einblick in die Beziehungen zwischen bestimmten Reizen und ihrem Erfolg zu gewinnen, seien noch die folgenden erwähnt. Der Reizerfolg ist innerhalb gewisser Grenzen in der Regel von der Reizstärke abhängig. Hat man z. B. mittels Kratzen einen bedingten Reflex hergestellt, dann ergibt öfteres Kratzen mehr Speichel als selteneres. Ein harmonischer Akkord von z. B. drei Tönen ist bei Tieren, bei denen mit ihrer Hilfe ein bedingter Reflex zustande gekommen ist, wirksamer als der einzelne Ton und auch eine Kombination von zwei Tönen jenes Akkordes. Verwickelter liegen die Verhältnisse, wenn verschiedene „Fernreize", die zu bedingten Reflexen geführt haben, zusammen einwirken. Weiterhin wurde beobachtet, daß ein dem „bedingten Reiz" gleichartiger neuer Reiz die Wirkung des „alten" bedingten Reizes abschwächt.

Bei der Kombination verschiedenartiger Reize ergaben sich eigenartige Befunde. Es sei ein bedingter Reflex auf Kratzen eingestellt. Jetzt wird gleichzeitig mit der Ausübung des Kratzreizes ein Metronom zum Ticken gebracht. Der Erfolg ist ein Ausbleiben des Erfolges des Kratzens. Nach einigen Tagen erlangt es wieder Einfluß auf die Speichelabsonderung. Schließlich verliert jedoch das Kratzen, wenn zugleich das Metronom tickt, seine Wirkung endgültig. Sehr interessant sind auch Beobachtungen der folgenden Art. Es wird ein bedingter Reiz eine Minute lang vor dem unbedingten angewandt, oder man läßt umgekehrt den ersteren folgen, nachdem der vom letzteren ausgelöste Reflex sein Ende erreicht hat. In beiden Fällen kommt es zur Ausbildung eines bedingten Reflexes. Besonders eigenartig ist der folgende Befund. Wenn der Reiz, der zum bedingten Reflex führen soll, mit dem unbedingten Reflexvorgang nicht unmittelbar zusammenfällt, sondern ihm vorausgeht und vom Beginn des unbedingten Reflexes durch eine bestimmte Pause (z. B. zwei Minuten) getrennt ist, so erweisen sich nunmehr neben jenem Reiz, der zum bedingten Reflex führte, auch andere Reizarten wirksam. Es sei z. B. das Kratzen der den bedingten Reflex auslösende Reiz. Es wirken nun auch thermische Reize, ferner Licht- und Schallreize. Endlich können auch Duftstoffe wirksam werden. Es muß das Speichelzentrum in einem Zustand der Erregung sein, der bewirkt, daß von den verschiedensten, durch entsprechende Reize erregten Stellen der sensorischen Großhirnrinde aus Impulse zu ihm gelangen[1]).

[1]) Vgl. hierzu auch *G. V. Anrep:* Proceed. of the royal soc. **94** (B). 404 (1923).

Von besonderem Interesse sind Versuche, bei denen ein bestimmter Reiz, z. B. ein Lichtreiz, zur Herstellung eines bedingten Reflexes verwendet und nunmehr geprüft wurde, welchen Einfluß ein weiterer Reiz, z. B. ein Ton, hat, der jedoch für sich allein nicht mit einem unbedingten Reiz zugleich zur Anwendung gekommen war. Es zeigte sich, daß die Speicheldrüsen zunächst bei der Kombination Lichtreiz + Schallreiz ebenso stark sezernierten, wie wenn der erstere allein zur Wirkung gekommen war. Wurde sie mehrere Male angewandt, dann zeigte sich das überraschende Ergebnis, daß nunmehr der Ton allein, obwohl er nie mit einem unbedingten Reflex zusammengewirkt hatte, einen, wenn auch geringfügigen Einfluß auf die Speichelabgabe hatte. Es kann somit ein bedingter Reflexvorgang auch jene Bedingungen schaffen, die der unbedingte herbeiführt. An und für sich ist offenbar der Umstand maßgebend, daß das Speichelzentrum in einen Erregungszustand versetzt wird. Es hat sich im vorliegenden Fall ein neuer bedingter Reflex von einem bereits vorhandenen aus entwickelt. Interessanterweise kann er jedoch nicht festgehalten werden. Er verschwindet bald wieder. Auch die Wirkung des Doppelreizes — Licht + Ton — verliert mehr und mehr an Wirkung, und schließlich versagt er ganz. Dabei gibt der Lichtreiz allein immer noch einen Erfolg. Wir können aus dem Umstande, daß die Einwirkung des Tones allein keine Speichelsekretion zur Folge hat, während Licht eine solche bedingt, jedoch die Kombination von Licht und Ton wieder erfolglos ist, schließen, daß der Schallreiz nicht ohne Einfluß ist, vielmehr wirkt er im Sinne einer Hemmung. Er vernichtet in gewissem Sinne die Lichtreizwirkung. Wichtig ist, daß der Ton auch die Wirkung anderer Reize, die, für sich ausgeübt, bedingte Reflexvorgänge auszulösen vermögen, verhindert. Von der geschilderten Grundlage aus lassen sich nunmehr die mannigfaltigsten Kombinationen durch Einfügung neuer Reize herstellen. Ferner kann man verschiedene Reize: Ton + Licht, Ton + Licht + Kratzen u. s. w. gleichzeitig mit einem unbedingten Reflex zur Einwirkung bringen und dabei mit den Pausen zwischen Reizen, die einen bedingten Reflex auslösen sollen, und einem Reiz, der zu einem unbedingten Reflex führt, wechseln. Es würde zu weit führen, wollten wir der Ergebnisse derartiger Versuche gedenken. Hervorgehoben sei nur noch der folgende Befund. Wird mittels eines bestimmten Tones (z. B. 800 Schwingungen in der Sekunde) ein bedingter Reflex hergestellt, so zeigt sich zunächst, nachdem dieser verankert ist, daß auch andere Töne die gleiche Wirkung haben, wie jener, mit dessen Hilfe der bedingte Reflex hervorgerufen worden ist. Wird nun immer wieder jener Ton mit 800 Schwingungen mit einem unbedingten Reflex zusammen verwendet, und werden daneben nicht in Kombination mit einem solchen andere Töne dargeboten, dann zeigt sich eine mehr und mehr hervortretende Sonderstellung jenes Tonreizes von 800 Schwingungen, d. h. nur er ist schließlich imstande, den bedingten Reflex auszulösen. Schon ein Ton von 812 Schwingungen bleibt schließlich wirkungslos. Aus diesen Beobachtungen geht hervor, daß der zur Erzeugung des bedingten Reflexes angewandte Ton zunächst die ganze kortikale Hörsphäre in Erregung versetzt. Später kommt es dann bei Wiederholung

des gleichen Tonreizes in Verbindung mit der Auslösung eines unbedingten Reflexes mehr und mehr zu einer „Konzentration" bzw. Lokalisation[1]).

Es unterliegt keinem Zweifel, daß auf dem geschilderten Wege, wobei auch andere Erfolgsorgane, z. B. Muskeln (Bewegung), Verwendung finden können, eine ganze Reihe wichtiger Beziehungen zwischen Reiz und Erfolg auch bei Vorgängen aufgedeckt werden, die sich im höchst organisierten Teil des Nervensystems vollziehen. Wir stehen objektiven Erscheinungen gegenüber, die wir messend verfolgen können. Immer aber bleibt noch die Erklärung der Phänomene etwas Subjektives! Wir stellen uns vor, daß Beziehungen von erregten Stellen der Großhirnrinde zum Speichelzentrum ausgebildet werden. Für ihr Zustandekommen ist erforderlich, daß das letztere sich in Tätigkeit befindet. Ein weiterer an einer anderen Stelle des Zentralnervensystems sich ausbildender Erregungsvorgang wirkt sich im gleichfalls erregten Speichelzentrum aus. Ist einmal die Verbindung geknüpft, dann hält sie einige Zeit vor, um wieder zu verschwinden, wenn nicht ein neuer Anlaß zu ihrer Festigung in Erscheinung tritt. Wir bemerken, daß mehrere Reize einen größeren Erfolg als ein Einzelreiz haben können. Ferner haben wir erfahren, daß ein zweiter Reiz auch hemmend wirken kann. Es ist naheliegend, auch in diesen Fällen an das Vorhandensein einer gemeinsamen Strecke zu denken und sich vorzustellen, daß die refraktäre Phase bei der Auslöschung von Erregungsvorgängen eine Rolle spielt. Man wird auch bei den an bedingten Reflexen beobachteten Erscheinungen den zeitlichen Momenten des Eintreffens und des Ablaufs der Erregungsvorgänge besondere Aufmerksamkeit zu schenken haben, um herauszubekommen, ob nicht Hemmungsvorgänge vorliegen, die ihre Entstehung gleichen Geschehnissen verdanken, wie wir sie S. 464 ff. kennengelernt haben.

Man kann die mitgeteilten Beobachtungen über bedingte Reflexe auch von ganz anderen Gesichtspunkten aus betrachten. Man ist zunächst geneigt, an die Ausbildung von Vorstellungskomplexen zu denken. Der Hund sitzt im Dunkeln. Nun blitzt ein Licht auf, und er erhält zu fressen. Er „merkt" sich diese Kombination von Ereignissen. Es kombiniert sich die Lichtempfindung schließlich mit der Vorstellung: jetzt gibt es zu fressen. Kommt ein Ton zum Lichtreiz hinzu, dann wird der erstere deshalb wirksam, weil die Kombination mit dem Lichtreiz den erwähnten Vorstellungskomplex weckt. Wird derselbe Reiz immer wieder in genau der gleichen Weise ausgeübt, dann erlahmt die Aufmerksamkeit. Ein weiterer Reiz kann deshalb „hemmend" wirken, weil er eine Ablenkung darbietet. Es sei in dieser Beziehung unter anderem an folgendes erinnert. Es bestehe größter Harn- oder Stuhldrang. Es wird angestrebt, mit größter Eile einen Ort aufzusuchen, um ihn zu befriedigen. Man wird aufgehalten und z. B. angesprochen. Der Drang verschwindet und kehrt unter Umständen erst nach längerer Zeit wieder zurück. Gewiß kann man die Ergebnisse der *Pawlow*schen Versuche auch in der eben erwähnten Weise zu deuten suchen, jedoch zeigt sich uns zur Zeit kein Weg, eine

[1]) Vgl. auch *J. Beritoff:* Brain. **47** (1924). J. f. Psych. u. Neurol. **30** (1924); **32**. 253. 262 (1926); *Pflügers* Archiv. **212**. 676 (1926).

solche Auslegung fruchtbar zu machen. Auch dann, wenn die subjektive Verwertung der in objektiver Weise erhobenen Befunde in der oben geschilderten Art nicht zutreffend sein sollte, bedeutet der Entschluß, es einmal in möglichst weitgehendem Ausmaße zu versuchen, mittels naturwissenschaftlicher Methoden unter Außerachtlassung aller metaphysischen Spekulationen in die Geheimnisse der Funktionen der am höchsten entwickelten Anteile des Nervengewebes einzudringen, allein schon einen großen Fortschritt. Selbstverständlich werden wir daneben nicht darauf verzichten, unser eigenes inneres Erleben zu betrachten und zu analysieren.

Die bedingten Reflexe lassen sich weiterhin zu Studien über die Bedeutung bestimmter Anteile der Großhirnrinde für ihr Zustandekommen verwenden[1]). Einmal können wir mit bestimmten Reizen einen bedingten Reflex in der früher geschilderten Weise zur Ausbildung bringen und dann Großhirnrindenanteile entfernen und beobachten, ob jener Reiz noch wirksam ist. Oder aber wir versuchen nach der Ausführung des genannten Eingriffes einen bestimmten bedingten Reflex hervorzurufen. Ein Beispiel möge das Gesagte erläutern. Es wird bei einem Hunde mittels Hautreizen (mechanischen und thermischen) ein bedingter Reflex hergestellt. Ferner benützen wir dazu Schallreize, d. h. wir gesellen die erwähnten Reize zu einem unbedingten Reflexvorgang, in dessen Verlauf es zur Abgabe von Speichel kommt. Jetzt entfernen wir dem Versuchstier z. B. jene Großhirnrindengegend, zu der von Hautsinnesorganen aus Erregungen übertragen werden. Es zeigt sich, daß nunmehr Hautreize ohne Einfluß auf die Speichelsekretion bleiben. Es gelingt auch nicht, durch Kombination von Hautreiz und Verabreichung von Futter einen bedingten Reflex zu bilden. Erhalten geblieben ist jener bedingte Reflex, der auf Schallreize zur Auslösung kommt. Ferner kann man unter Anwendung eines neuen Schallreizes bei gleichzeitiger Anbringung eines Reizes, der einen unbedingten Speichelreflex zur Durchführung bringt, einen neuen bedingten Reflex zur Ausbildung bringen.

Die Betrachtung eines solchen Hundes, dem nur ein bestimmtes Gebiet der Großhirnrinde fehlt, regt zu mancherlei Überlegungen an. In dem von *Pawlow* geschilderten Falle des Ausfalles der von der Haut aus einleitbaren bedingten Reflexe vermochte das Tier ganz gut zu gehen. Sobald Reize auf Sinneszellen trafen, die im Großhirnrindengebiet entsprechende Empfangsstellen aufwiesen, wurde das Versuchstier zu Bewegungen angeregt. Es stand zuvor bewegungslos da. Wurde es gestreichelt, dann knurrte und bellte es. Ferner versuchte es zu schnappen. Der Droh- und Abwehrreaktion lag ein Reflex zugrunde, der, von Hautsinnesorganen ausgelöst, subkortikal liegende Zentren in Tätigkeit setzte. Sobald ein Reiz einwirkte, der z. B. vom Gehörorgan aus Erregungen auslöste, kam „Leben in das Tier". War der betreffende Schallreiz zur Ausbildung eines bedingten Speichelreflexes verwendet worden, dann begann das Tier nach Futter

[1]) Vgl. *J. Pawlow:* Skand. Arch. f. Physiol. **44**. 32 (1923). — *K. S. Lashley:* Brain. **44**. 255 (1921).

zu suchen. Es floß Speichel. Aus dem bis dahin stumpfsinnig erscheinenden Tier ist auf einmal ein „normal" reagierendes geworden! Da die Bewegungen ohne deutlich ataktische Erscheinungen vor sich gehen, muß jener Mechanismus, der die Bewegungsvorgänge leitet, in Ordnung sein, d. h. die von den Muskeln ausgehenden Erregungen rufen Reflexvorgänge hervor, durch welche die in Frage kommende Muskulatur in den erforderlichen Tätigkeitszustand versetzt wird. Aufgehoben sind nur alle jene Vorgänge, die an ein Zusammenwirken der Hautsinnesorgane mit den zugehörigen Großhirnrindenzentren geknüpft sind. In dieser Hinsicht besteht ein vollkommener Ausfall[1]). Außer bedingten Reflexen, die in Beziehung zur Speichelsekretion stehen, sind noch andere veranlaßt worden, so z. B. das Heben einer Pfote auf einen Schallreiz[2]), der mehrmals gleichzeitig mit einer faradischen Reizung der Pfotenhaut zur Einwirkung kam. Es ergeben sich hierbei viele Möglichkeiten von Kombinationen in den auszuführenden Bewegungen. So kann man z. B. bewirken, daß beim Kratzen einer Hautstelle das linke Bein gehoben wird und beim Ertönen eines Tones das rechte u. s. w.[3]).

Von besonderem Interesse ist es, daß die Hervorrufung bedingter Reflexe auch bei Kindern geglückt ist. Die Methode war die folgende. Es wird das Kind so gelagert, daß es vom Untersucher vollständig isoliert ist. Ferner werden die Augen bedeckt, um optische Reize fernzuhalten. Als unbedingter Reflex wird das Einbringen von Schokolade oder von süßem Gebäck in den zu diesem Zwecke geöffneten Mund verwendet[4]). Zugleich wird jener Reiz ausgeübt, der zum unbedingten Reflexvorgang führen soll, und zwar dient als Zeichen des Erfolges die Auslösung der Öffnung des Mundes[5]). Die Bewegung des Unterkiefers wird registriert, um so einen objektiven Anhaltspunkt für das Ausmaß der motorischen Reaktion zu erhalten. Auch die Schluckbewegung, die der eintretenden Speichelsekretion folgt, kann als objektiv feststellbares Zeichen des Ablaufes eines Reflexvorganges genau verfolgt und auch registriert werden. So wurde z. B. eine bestimmte Hautstelle während einer Minute mit einem harten Pinsel gekratzt. Fünfzehn Sekunden nach Beginn des Kratzens wurde der Mund des Kindes rasch geöffnet und ein Schokoladestück eingeführt. Schließlich genügte dann das Kratzen allein, um Öffnen des Mundes

---

[1]) Vgl. über das Verhalten bedingter Reflexe nach Rückenmarksdurchtrennungen *J. M. Lang* u. *J. M. D. Olmsted:* Americ. j. of physiol. **65**. 603 (1923). — [2]) Vgl. hierzu *J. Beritoff:* Brain **47**. 109 (1924); J. f. Psych. u. Neurol. **30**. 217 (1924); **31**. 46 (1924); **32**. 253, 262 (1926). — [3]) Auch bei Fischen sind bedingte Reflexe auslösbar. Welcher Anteil des Gehirns dabei beteiligt ist, steht noch nicht fest. Vgl. *J. P. Froloff: Pflügers* Archiv. **208**. 261 (1925). — Über bedingte Reflexe bei Vögeln vgl. *J. ten Cate:* Arch. neérl. de physiol. **8**. 234 (1923). — Vgl. auch *J. Beritoff: Pflügers* Archiv. **213**. 370 (1926). *Beritoff* gelang es, auch bei Tauben ohne Großhirnrinde Reflexe auszubilden. Nach Entfernung der ganzen Rinde des Großhirnes fressen Tauben, sie verteidigen sich auch, paaren sich und brüten. Vgl. hierzu *F. T. Rogers:* J. of compar. neurol. **35**. Nr. 1 (1922). — [4]) Man kann selbstverständlich auch durch Vorzeigen eines Leckerbissens bedingte Reflexe zur Auslösung bringen, jedoch liegen dabei die Verhältnisse zu verwickelt, um sie als Ausgangspunkt für eine Analyse des ganzen Vorganges zu wählen. — [5]) Vgl. *N. Krasnogorski:* Russki Wratsch. Nr. 36, 1245 (1907); Jahrbuch der Kinderheilkunde. **69**. 1 (1909).

und Schluckbewegungen hervorzurufen. Bei Säuglingen wurde als unbedingter Reflex das Stillen und als motorische Reaktion die Saugbewegung der Lippen verwendet. Zur Auslösung des bedingten Reflexes wurde z. B. das Klingeln mit einer Glocke verwendet. Es zeigte sich, daß die Erfolge im wesentlichen die gleichen waren, wie bei den Tieren und insbesondere den Hunden. Auch bei den Kindern erwiesen sich die bedingten Reflexe als vergänglich, wenn nicht Gelegenheit zur „Auffrischung" der gewonnenen Beziehung des bedingten zu einem unbedingten Reflexvorgang gegeben wurde. In besonders eingehender Weise ist jene Art der Hervorbringung von bedingten Reflexen untersucht worden, bei welcher der solche bewirkende Reiz vor dem unbedingten Reflexvorgang angebracht wurde, oder er folgte diesem nach einer Pause nach, d. h. es wurden absichtlich die beiden Reize, von denen der eine den unbedingten Reflex bewirkte und der andere zum bedingten führen sollte, nicht gleichzeitig zur Wirkung gebracht. Man hat von der Bildung eines Bedingungsreflexes auf den Spuren des bedingten oder unbedingten Reizes gesprochen. Er zeigt in seinem Verhalten Eigentümlichkeiten, deren wir bereits S. 501 gedacht haben. Charakteristisch ist, daß nicht nur jener Reiz, der den Bedingungsreflex zur Auslösung bringt, erfolgreich ist, vielmehr erweisen sich auch andere Reize als wirksam. Es fehlt die strenge Lokalisation der Reizeinwirkung. Ferner ist der Erfolg dieser sog. bedingten Spurenreflexe besonders groß. Endlich sind sie besonders vergänglich. Ein Beispiel möge die Hervorbringung derartiger Reflexe belegen. Es wird eine bestimmte Stelle des Armes des Kindes während 30 Sekunden gekratzt. Dann läßt man eine Pause von 10 Sekunden eintreten und bringt dann in der 11. Sekunde ein Schokoladestück in den geöffneten Mund. Nach sechzehn solchen Zusammenwirkungen wurde das Kratzen zum Erreger für einen bedingten Reflex. Sehr interessant ist, daß ein einmal hergestellter, bedingter Spurenreflex, nachdem er verschwunden ist, sehr rasch wieder mittels einmaliger Unterstützung durch den Erreger eines unbedingten Reflexes hervorrufbar ist[1]).

Der Umstand, daß es möglich ist, unter geeigneten Bedingungen durch jeden beliebigen Reiz einen bedingten Reflex herzustellen, der wieder verschwindet, wenn er nicht von Zeit zu Zeit zusammen mit einem unbedingten Reflex wiederholt wird, jedoch Spuren hinterläßt, wie der Befund beweist, daß ein abgeklungener bedingter Reflex sich durch Wiederholung der Bedingungen seiner Auslösung viel rascher wieder hervorrufen läßt, als es bei seiner ersten Ausbildung der Fall ist, macht uns darauf aufmerksam, daß das Großhirn keine in sich abgeschlossene funktionelle Entwicklungsstufe darstellt, über die das Einzelindividuum nicht hinaus kann. Wir erkennen vielmehr, daß eine weitere Ausbildung von Funktionen möglich ist[2]). Das Großhirn ist in gewissem Sinne plastisch. Es ist fortlaufend die Knüpfung neuer Beziehungen möglich. Die S. 502 mitgeteilte Beobachtung.

---

[1]) Vgl. *W. A. Leonow: Pflügers* Archiv. **214**. 305 (1926); **216** (1927). — [2]) Vgl. hierzu *M. Minkowski:* Zum gegenwärtigen Stand der Lehre von den Reflexen. l. c. Zitat [2]), S. 450.

wonach ein zur Ausbildung eines bedingten Reflexes angewandter Reiz zunächst eine ausgedehnte Erregung hervorruft, die dann im Laufe der Zeit bei immer wieder erfolgter Wiederholung des einen Reizes mehr und mehr lokalisiert wird, wobei es zu einer immer engeren Beziehung zwischen dem besonderen Reiz und seinem Erfolg kommt, erinnert an das, was wir S. 451 über das Verhalten von Föten verschiedenen Alters gegenüber Reizen mitgeteilt haben. Wir finden zunächst auch bei diesen eine Irradiation der Erregungen und dann im Laufe der Entwicklung eine immer schärfere Begrenzung der einzelnen Reflexvorgänge auf bestimmte Reflexsysteme[1]). Auch hierbei dürften sich immer wieder wiederholende Reize bestimmter Art das Maßgebende sein.

Die Betrachtung des Zustandekommens von bedingten Reflexen und ihres ganzen Verhaltens regt zu mancherlei Überlegungen an. Zunächst ist bemerkenswert, daß solche bedingten Reflexe, die durch Reize zur Ausbildung gekommen sind, die auch ohne unser Zutun mit bestimmten unbedingten Reflexen zusammenfallen, wie z. B. der Anblick von Nahrung, viel fester geknüpft sind als solche, bei denen ein Zusammenwirken von Reizen ungewöhnlicher Art stattfindet, wie es z. B. bei der Aufnahme von Nahrung und dem Kratzen einer Hautstelle der Fall ist. Weiterhin ist von großem Interesse, daß sich bei der Ausbildung von bedingten Reflexen individuelle Verschiedenheiten zeigen. Beim einen Tier ist die Wiederholung von bedingtem und unbedingtem Reiz häufiger notwendig als beim anderen, bis der bedingte Reflex „sitzt". Ferner ist beim gleichen Tier ein Unterschied je nach der Art des bedingten Reizes vorhanden. Endlich kommt es auch auf den ganzen Zustand des Individuums an. Von grundlegender Bedeutung ist, daß die bedingten Reflexe — wenigstens gilt dies für den bisher am eingehendsten in dieser Richtung untersuchten Hund[2]) — an die Tätigkeit der Großhirnrinde gebunden sind. Wir haben es somit mit Geschehnissen zu tun, die im am höchsten organisierten Anteil des Nervengewebes zum Ablauf kommen. Es bedarf weiterer Studien, um festzustellen, inwiefern bestimmte Gewohnheiten in der Art ihres Entstehens in Parallele mit der Ausbildung von bedingten Reflexen gesetzt werden können[3]). Die Selbstbeobachtung

---

[1]) Bei der Ausbildung bedingter Reflexe sind mehrfach schwere psychische Störungen beobachtet worden. Vgl. hierzu *J. P. Pawlow:* Skand. Arch. f. Physiol. **47**. 1 (1925). Erhält z. B. ein Hund bei jeder Fütterung einen elektrischen Schlag, dann gelingt es schließlich, den ursprünglichen Abwehrreflex zu hemmen und einen bedingten Nahrungsreflex hervorzurufen. Wird nun der elektrische Schlag auf immer neue Hautstellen zur Einwirkung gebracht, dann geht plötzlich der ganze mühsam aufgebaute Reflexmechanismus verloren. Das Tier wird sehr erregt. Es dauert Monate, bis es wieder gelingt, bei ihm bedingte Reflexe hervorzurufen. Vgl. über gleiche Beobachtungen an Kindern bei *N. J. Krasnogorski:* Americ. j. of diseases of children. **30**. 753 (1925). — Sehr interessant ist die Beobachtung, daß im Hungerzustand die unbedingten Speichelreflexe bis zum Tode erhalten bleiben, während die bedingten Reflexe mit fortschreitendem Hungerzustand verschwinden. Vgl. *J. P. Froloff: Pflügers* Archiv. **207**. 343 (1925). — [2]) Vgl. hierzu Fußnote [1]), S. 495. — [3]) Über die Ausbildung von Gewohnheiten bei verschieden hoch organisierten Tieren vgl. *F. J. J. Buytendijk:* Arch. néerl. de physiol. **3**. 47 (1918); **3**. 455, (1919). — *F. J. Eldering:* Ebenda. **3**. 469 (1919). — *F. J. J. Buytendijk* u. *J. Remmers:* Ebenda **8**. 165 (1923). — *F. J. J. Buytendijk* u. *J. Hage:* Ebenda. **8**. 215 (1923). — Vgl. weitere Literaturangaben bei *J. S. Szymanski* im Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden (herausgegeben von *Emil Abderhalden*). Abt. VI, Teil D. 1 (1921).

liefert uns viele Fälle dieser Art. Ein Beispiel möge das belegen. Zum Betreten eines Hauses ist das Aufschließen eines Schlosses notwendig. Tag für Tag vollzieht sich zu den gleichen Stunden der gleiche Vorgang. Es wird der Schlüsselbund aus der Tasche genommen, der in Betracht kommende Schlüssel ausgewählt und das Schloß geöffnet. Aus bestimmten Gründen unterbleibt das Verschließen der Tür. Trotzdem wird ohne jede Überlegung noch wochenlang immer wieder der Schlüsselbund hergenommen und der Schlüssel zum Gebrauch fertiggemacht. Kurz bevor er verwendet wird, kommt die Erinnerung, daß ja die Tür unverschlossen ist. Wir laufen gewohnheitsgemäß in ein Zimmer, das seit einiger Zeit seinem früheren Zweck entzogen ist u. s. w. Es dauert lange Zeit, bis wir Gewohnheiten „vergessen" haben.

Wiederholt haben wir der Verknüpfung von Funktionszentren innerhalb des Großhirnes und insbesondere der Großhirnrinde gedacht. Es sind in der letzteren ohne Zweifel zahlreiche funktionelle Einheiten vereinigt. Diese kommen jedoch in der Regel nicht einzeln, sondern in der mannigfaltigsten Weise zu gemeinsamen Leistungen verknüpft zur Geltung. Assoziationsbahnen vermitteln die erforderlichen Beziehungen der einzelnen „Zentren" zueinander[1]). Auch hierbei erweist das Großhirn seine Plastizität, indem fortlaufend neue Erwerbungen möglich sind, sei es nun, daß neuer Bewußtseinsinhalt von seiten der Sinnesorgane geschaffen wird, sei es, daß innerhalb vorhandener Erinnerungen neue Beziehungen geknüpft werden. Inwieweit auch hierbei Vorgängen eine Bedeutung zukommt, die in Verbindung mit der Ausbildung bedingter Reflexe gebracht werden können, wissen wir nicht. Wir dürfen auf der einen Seite nicht in den Fehler verfallen, bloße Möglichkeiten von Analogien für solche anzunehmen, und auf der anderen gilt es vor keinen Geschehnissen in unserem Organismus haltzumachen, vielmehr ist es unsere Aufgabe, sie soweit als nur irgend möglich aufzuklären. Die Erfahrung zeigt, daß wir einmal Wahrgenommenes um so leichter und sicherer behalten, wenn das gleiche Geschehnis sich mehrere Male wiederholt. Ferner versuchen wir unser Gedächtnis dadurch zu unterstützen, daß wir Dinge, die wir uns zu merken haben, möglichst vielseitig verankern. Je mehr Anhaltspunkte wir besitzen, um so leichter besinnen wir uns auf bestimmte Geschehnisse. Hören wir ein Wort in einer uns fremden Sprache, so ist es schwer, es sich zu merken. Es wird bald vergessen sein. Kennen wir seine Bedeutung, dann fällt es uns schon leichter, es im Gedächtnis zu behalten. Vermögen wir es aus einer uns bereits bekannten Sprache abzuleiten, dann besitzen wir einen weiteren Anhaltspunkt zu seiner Erinnerung. Vielfach erinnern wir uns an bestimmte Dinge nur im Zusammenhang mit anderem Erinnerungsinhalt. Wir suchen vergeblich nach einem Namen. Stellen wir uns die betreffende Person nach ihrem Aussehen vor, dann fällt er uns ein. Oft genügt das Blättern in einem Buche, in dem eine vergessene Benennung steht, um diese ganz plötzlich vor uns erstehen zu lassen. Bestimmte, uns unbewußt gebliebene Kennzeichen genügen, um die Erinnerung zu

[1]) *W. Bechterew* (*Pflügers* Archiv. **212**. 677 [1926]) spricht von assoziativen Reflexen.

wecken. Sehr interessant sind in dieser Hinsicht auch Hemmungen. Wir suchen nach einem Wort. Es liegt uns auf der Zunge! Sobald wir das Suchen nach ihm aufgeben, fällt es uns oft „von selbst" ein. Es ist hier nicht der Ort, all dieser interessanten Erscheinungen zu gedenken. Wir haben sie nur angedeutet, um darzutun, daß bei den Leistungen des Zentralnervensystems die fortwährende Schaffung neuer Beziehungen eine wesentliche Rolle spielt. Unsere Umgebung modelliert in gewissem Sinne unser Gehirn in seinen Funktionen zurecht. Aber auch die Innenwelt macht sich in gleicher Richtung geltend.

In sehr enge Beziehungen zu den Reflexen sind die Instinkte gebracht worden[1]). Sie unterscheiden sich von jenen Vorgängen, die wir allgemein Reflexe nennen, einmal durch die Kompliziertheit des Geschehens, und dann handelt es sich nicht um die Beeinflussung der Tätigkeit eines Organes, vielmehr bedingen sie Handlungen des ganzen Individuums. Vielfach ist es Sache der Gewohnheit, ob man einen bestimmten Vorgang einem Reflex oder einem Instinkt zuschreibt. Die einen sprechen z. B. das Blinzeln und das Zurückziehen des Kopfes bei plötzlicher Annäherung eines Gegenstandes als Reflex an, während andere dieses Geschehen als einen Instinkt bezeichnen. Es handelt sich bei den Instinkten zum großen Teil um vererbte Beziehungen zahlreicher jener Systeme, die der Selbstregulierung dienen, und zwar sind jene in gesetzmäßiger Weise festgelegt. In Frage kommen bei der Auswirkung von Instinkten das gesamte sympathische und parasympathische Nervensystem, nebst zahlreichen Funktionseinheiten des übrigen Zentralnervensystems. Weiterhin spielen ohne Zweifel Inkretstoffe eine bedeutsame Rolle. Die Instinkte sind phylogenetisch und ontogenetisch frühzeitig zur Stelle und beherrschen manche Organismen ganz. Die Reflexe bilden sich wenigstens zum Teil in Anlehnung an sie aus. So haben wir eine ganze Reihe von Reflexvorgängen kennengelernt, die in unmittelbarem Zusammenhange mit dem Trieb der Nahrungsaufnahme stehen[2]). Von ihm aus gehen Bewegungsvorgänge, die den Organismus zur Nahrungsquelle hinbringen, aus. Weiterhin hängt mit ihm die Sekretion der Verdauungsdrüsen zusammen. Die Befriedigung des Nahrungstriebes läßt sich, wie wir erfahren haben, zum Aufbau bedingter Reflexe verwenden. Zahlreich sind Reflexvorgänge, die sich im Anschluß an sexuelle Instinkte ausbilden. Manche Befunde auf diesem Gebiete zeigen uns, wie mannigfaltig ein Geschehen bedingt sein kann, das wir Instinkt nennen. Wir bemerken z. B., daß Tiere zu bestimmten Jahreszeiten alle Anzeichen der Brunst aufweisen, während in der übrigen Zeit keine Anzeichen einer sexuellen Erregung vorhanden sind. Wir bringen den genannten Zustand mit dem Funktionszustand der Geschlechtsdrüsen in Zusammenhang[3]). Wie kommt es, daß diese periodisch bald

[1]) Vgl. u. a. *Ziegler:* Der Begriff des Instinktes einst und jetzt. Gustav Fischer, Jena 1910. — *R. Brun:* Schweiz. Arch. f. Neur. u. Psych. **6**. 1920. — *C. v. Monakow:* Schweiz. Arch. f. Neur. u. Psych. **8**. (1921); **10** (1922). — *M. Minkowski:* Zum gegenwärtigen Stand der Lehre von den Reflexen. Orell Füssli, Zürich. Leipzig, Berlin 1925. — [2]) Vgl. über Triebe und ihr Zustandekommen: *L. R. Müller:* Wiener klin. Wochenschr. Nr. 6 (1926): Klin. Wochenschr. **5**. 2145 (1926). — [3]) Vgl. hierzu Physiologie I_1 S. 326 ff.

im Ruhezustand, bald im Zustand höchster Tätigkeit sind? Die Beobachtung, wonach beim Frosch ein Schnitt, der das Gehirn unterhalb des Mittelhirnes von den tiefer liegenden Abschnitten des Zentralnervensystems trennt, zur Folge hat, daß die bekannten Begattungsreflexe (Auslösung des Umklammerungsreflexes bei Berührung der Brusthaut) auch außerhalb der Brunstperiode auslösbar werden, weist darauf hin, daß eine vom Mittelhirn ausgehende Hemmung jene Reflexvorgänge ausschaltet[1]). In der Brunstperiode wird diese vielleicht durch Inkretstoffe des Hodens unwirksam gemacht. Von größter Wichtigkeit ist auch, daß bei kastrierten Fröschen durch Hodeneinpflanzung bzw. Einspritzung von Hodenauszug alle Erscheinungen der Brunst hervorrufbar sind. In noch eindrucksvollerer Weise lassen sich durch Auszüge von Ovarien bei Weibchen von Säugetieren tiefgehende Einflüsse auf den Genitalapparat und zugleich den Gesamtorganismus hervorrufen. Wir erkennen, daß hier ein Instinkt von Inkretstoffen aus geleitet wird. In der Folge werden dann Reflexsysteme in Tätigkeit versetzt, die bis dahin geruht haben, d. h. es werden Beziehungen wirksam, die in der vorausgehenden Zeit sich nicht geltend machten. Zu weiteren Forschungen regen Beobachtungen über den Einfluß des Stirnhirns auf den Ablauf von Instinktvorgängen an. Man beobachtete nach Entfernung des genannten Hirnteils bei Hunden eine tiefgehende Veränderung ihres ganzen Verhaltens. Sie wurden ungesellig, bissig[2]). Bei Hündinnen wurde nach Zerstörung der Frontallappen und der Gyri sigmoidei anteriores eine weitgehende Störung „mütterlicher" Instinkte beobachtet[3]). Die Tiere hörten auf ihre Jungen zu säugen und zu pflegen. Sie stießen sie, wenn sie zu saugen versuchten, zurück. Sie schützten sie auch nicht gegen Angriffe. Bei Affen wurde nach Entfernung des genannten Hirnteiles das Fehlen der Initiative beobachtet, auch war die Aufmerksamkeit gestört[4]). Auch beim Menschen sind Störungen des Instinktlebens beschrieben, die im Anschluß an Veränderungen im Gebiet des Stirnhirns auftraten. Wir kommen auf dessen Bedeutung noch zurück.

In diesem Zusammenhang sei noch auf einen Vorgang hingewiesen, den wir bereits kennengelernt haben[5]), nämlich das Gähnen. Es liegt ihm ein sehr komplizierter Vorgang zugrunde. Einer tiefen Inspiration mit einer Reihe von Mitbewegungen folgt eine kurze Exspiration und ein Schluckakt. Nahe der Spitze des Calamus scriptorius ist ein „Gähnzentrum" festgestellt worden. Wahrscheinlich wird in der Regel das Gähnen vom Blute aus angeregt. Der Gähnakt ermöglicht einen ergiebigen Gasaustausch in der Lunge. Interessanterweise wirkt Gähnen ansteckend. Ferner kann man den ganzen Vorgang willkürlich zum Ablauf bringen. Es ist ferner möglich, ihn, wenn oft auch nur sehr schwer und unvollkommen, zu unterdrücken. Welche grundsätzliche Bedeutung dem Gähnen zukommt, ist nicht leicht zu sagen. Wir beobachten sein Auftreten bei Langeweile, allgemein bei Ermüdung und dem Auftreten

[1]) Physiologie I, S. 311. — [2]) *F. Goltz:* l. c. Zitat [1]), S. 27. — [3]) *Carlo Ceni:* Cervello e funzioni materne, saggio di fisiologia e di psicologia comparate. 2 Bde. S. Lattes & Cie., Torino-Genova. 1922. — [4]) *Bianchi:* La mécanique du cerveau et la fonction des lobes frontaux. Paris 1921. — [5]) Physiologie II, S. 408.

des Schlafbedürfnisses, jedoch auch nach Beendigung des Schlafes. Das Gähnen wird als ein komplizierter abortiver Reflexvorgang — ein auf Brustkorb, Pharynx, Larynx und das Gesicht reduziertes Recken — aufgefaßt, der in der ganzen Reihe der Wirbeltiere verbreitet ist[1]).

Wir erkennen in der ganzen Entwicklung der einzelnen Tierart und in derjenigen der gesamten Tierreihe eine Ausgestaltung von Regulationsmechanismen im Sinne einer Übernahme von solchen durch neu hinzukommende Anteile des Zentralnervensystems. Zunächst werden solche vom sympathischen System aus geleitet. Es ist zuerst zur Stelle. Mehr und mehr kommt es dann zum Ausbau des gesamten Zentralnervensystems. Zunächst wird das Rückenmark angelegt. Es wird zum Zentrum zahlreicher Reflexvorgänge, die sich mehr und mehr spezialisieren. Einen weiteren Fortschritt bedeutet die Weiterbildung seines Anfangsteiles. Immer weitere Gebiete gliedern sich an und übernehmen bestimmte Funktionen. Mit dieser Weiterentwicklung vermehrt sich die Möglichkeit der Neuknüpfung von Beziehungen zwischen Sinneszellen mit ihrem Erregungsleitungsapparat und Zentren, die zu einem bestimmten Geschehen führen. Schließlich gipfelt die Entwicklung in jenem Ausbau des Großhirnes, der uns eigen ist. Auch bei uns spielt das Rückenmark als Vermittlerin vieler Reflexvorgänge eine bedeutsame Rolle. Im einfachsten Falle — Eigenreflexe — kommt es zur direkten Übertragung der in einer afferenten Bahn zugeleiteten Erregung auf motorische Vorderhornzellen und von da auf die efferente, zu jenem Muskel hinführende Bahn, von dessen Sinneszellen jene ausgegangen ist. Fast unmerklich kurz ist die Zeit, welche die Übertragung des Erregungsvorganges von einem „Neuron“ auf das andere beansprucht. In anderen Fällen sind die Beziehungen zwischen dem sensiblen bzw. afferenten Anteil des Reflexsystems und dem motorischen bzw. efferenten viel mannigfaltiger. Es werden durch besondere Einrichtungen Vorderhornzellen verschiedener Rückenmarksegmente beeinflußt. Ferner findet eine Übertragung von der einen Körperseite auf die andere statt. Aber auch dann, wenn es sich um Eigenreflexe handelt, gibt die ausgelöste Muskelkontraktion nicht den ganzen zentral vor sich gehenden Vorgang wieder. In jedem Falle findet eine Beeinflussung weiterer Gebiete des Zentralnervensystems statt, und zwar machen sich sofort propriozeptive Reize geltend. Jede Änderung des Spannungszustandes im Muskelgewebe wirkt sich zentral aus. Dieser Einfluß macht sich besonders deutlich dann bemerkbar, wenn die Möglichkeit gegeben ist, daß eine von der Peripherie eintreffende Erregung Beugern oder Streckern zugeleitet werden kann. Die Schaltung für die Weiterleitung des Erregungsvorganges wird, wie wir S. 478 erfahren haben, von dem Funktionszustand der in Frage kommenden Muskeln bestimmt. Ferner erfuhren wir, daß die willkürliche Innervation von Muskeln einen bedeutsamen Einfluß auf den Verlauf von Reflexvorgängen hat. Umgekehrt kann jene von Erregungen aus tiefgehend beeinflußt

[1]) *V. Dumpert:* J. f. Psychol. u. Neurol. **27**. 82 (1921). — *Hauptmann:* Arch. f. Psychiatrie und Nervenkr. **62**. Heft 3 (1920).

werden, die auf der „Eigenreflexbahn" zur Auswirkung kommen. In welchem Ausmaße bei uns Großhirnanteile an Reflexvorgängen beteiligt sind, die bei Tieren von anderen Hirnanteilen (Mittelhirn u. s. w.) aus geleitet werden, haben wir wiederholt dargelegt (vgl. das S. 404 ff. über den Vorgang des Aufstehens Mitgeteilte). Ebenso haben wir mehrfach betont, daß beim Ausfall von Großhirnanteilen Reflexmechanismen in Tätigkeit treten können, die beim erwachsenen Individuum mit der Entwicklung des Großhirnes ausgeschaltet waren, bzw. andersartig zum Ablauf gekommen sind.

Wenn wir den augenblicklichen Stand der Erforschung zentraler Vorgänge im Nervengewebe charakterisieren sollen, so ist in erster Linie zum Ausdruck zu bringen, daß der Versuch unternommen worden ist, den Reflexvorgang als solchen in möglichst weitgehender Weise aufzuklären, und zwar von der Annahme ausgehend, daß innerhalb der zentralen Anteile der Reflexsysteme sich die gleichen Vorgänge vollziehen, wie in den peripheren Gebieten. Summation der Reize, der Erregungsvorgang als solcher — seine Entstehung, das ihm zugrunde liegende physikalisch-chemische Geschehen, das Eintreten einer absoluten und relativen refraktären Periode und einer unmittelbar anschließenden Phase erhöhter Erregbarkeit, Gültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes —, seine Fortpflanzung, das sind alles Geschehnisse, die für keinen Anteil des Reflexsystems allein charakteristisch sind, vielmehr liegt wenigstens in vieler Hinsicht ein für seine Gesamtheit einheitliches Geschehen vor. Bahnung und Hemmung beeinflussen die Auswirkung von durch Reize zur Auslösung gebrachten Erregungsvorgängen in tiefgehender Weise. Wir haben erfahren, daß der Hemmungsvorgang in jedem einzelnen Falle einer tiefgründigen Analyse bedarf. Es ist nicht jedes Ausbleiben einer zu erwartenden Reaktion durch den gleichen Vorgang bedingt. Von besonderem Interesse ist die Auslöschung von Erregungsvorgängen infolge Zusammentreffens von Erregungen, die von verschiedenen Stellen ausgehen, in einer gemeinsamen Strecke des Reflexsystems. Wir haben endlich erfahren, daß der Übergang von Erregungen vom motorischen Nerven zur Muskelfaser Besonderheiten zeigt. Diese weisen darauf hin, daß jenes Übergangssubstrat durch besondere Eigenschaften ausgezeichnet ist, ja es besteht die Vorstellung (vgl. S 212), daß es unter dem Einfluß des Erregungsvorganges zur Bildung eines Reizstoffes kommt, dem dann der Anstoß zur Muskelkontraktion zu verdanken ist. Eine zweite solche Übergangsstelle wird an jenen Stellen des Reflexsystems angenommen, an denen die Erregung von einem „Neuron" auf ein anderes übergeht. Es ist auch hier an die Möglichkeit der Bildung von besonderen Stoffen gedacht worden, die zur Folge haben sollen, daß die „Übergangsmembranen" sich bald in einem Zustand befinden, in dem die Erregungsleitung begünstigt, bald gehemmt ist (vgl. S. 490). Wir erkennen aus dieser Darstellung, daß noch manche Lücken in unserer Kenntnis derjenigen Geschehnisse klaffen, die dem Reflexvorgang zugrunde liegen. Besonders vorsichtig muß man in der Annahme besonderer Stoffe sein, die als für die Durchführung bestimmter Prozeße maßgebend angesehen werden. Es handelt sich beim Erregungszustand ohne Zweifel um ein ganz bestimmtes

Geschehen innerhalb des Rahmens der in gewissem Ausmaße immer vorhandenen Stoffwechselvorgänge. Eine Verschiebung von solchen in bestimmter Richtung bedingt eine Änderung des physikalisch-chemischen Zustandes des Inhaltes des erregbaren Gebildes. Es kommt alles das zur Ausbildung, was wir in Vorlesung 8 kennengelernt haben. Mit einer solchen Zustandsänderung kann ohne weiteres eine Begünstigung oder eine Hemmung der Weiterleitung des Erregungszustandes bedingt sein. Ob als auslösendes Moment für die Ausbildung des Zustandes der Erregung bestimmte „Endokrete" in Frage kommen, entzieht sich zur Zeit unserer Kenntnis. Die Möglichkeit, daß die Verschiebung von Ionen durch das Auftreten bestimmter Produkte entscheidend beeinflußt wird, und damit Bedingungen geschaffen werden, die der Fortleitung der Erregung den Weg weisen, besteht durchaus. Es ist jedoch besser, zunächst ganz allgemein von der Schaffung besonderer Konstellationen zu sprechen und abzuwarten, was die weitere Forscherarbeit an eindeutigeren Ergebnissen, als sie zur Zeit vorliegen, ergibt.

Ein weiterer charakteristischer Zug der Erforschung von Reflexvorgängen ist, ihnen bis in die Großhirnrinde hinein zu folgen. Auch in diesem am weitesten ausgebauten Anteil des gesamten Nervengewebes spielen Geschehnisse eine hochbedeutsame Rolle, die den Reflexen entsprechen. Summation von Erregungen, Bahnung, Hemmung, Enthemmung machen sich geltend. Gewiß sind bei allen diesen Prozessen dieselben Vorgänge bestimmend, die wir ganz allgemein als dem gesamten Reflexsystem eigen kennengelernt haben.

Unser größtes Interesse gilt dem energetischen Geschehen bei den ganzen Reflexvorgängen und den mit dem erregten Zustand als solchem verknüpften Prozessen. Qualität und Quantität der zutage tretenden Energie interessieren uns in gleichem Maße. Gibt es ein besonderes Substrat, das diese liefert?[1]) Zur Beantwortung dieser Frage fehlen uns die notwendigsten Unterlagen. Nimmt man an, daß die Erregungsströme ein Maß für den Energieumsatz abgeben können, dann haben wir wenigstens für sein Ausmaß gewisse Anhaltspunkte. Beim Muskel beträgt die zur Erzeugung seiner Erregungsströme erforderliche Energie nicht ganz den $^1/_{10000}$ Teil der von ihm aufgewandten Gesamtenergie[2]). Der Umstand, daß Zeit vergeht, bis der mit der Erregung verknüpfte Zustand der Nichtbeantwortung von Reizen — die refraktäre Phase — in jenen übergeführt ist, in dem wieder erneut eine Erregung auslösbar ist, hängt vielleicht mit der Wiederherstellung von energielieferndem Substrat zusammen. Man könnte an entsprechende Vorgänge, wie wir sie S. 314 beim Muskel kennengelernt haben, denken. Es ist jedoch auch möglich, daß die Zurückführung der stattgehabten Änderung des Zustandes von Zellgrenzschichten, verbunden mit einer Verschiebung der Ionenkonzentration zur Ausgangslage Vorbedingung für die Wiederauslösbarkeit des Erregungsvorganges ist, und dieses Geschehen jener Zeit entspricht, die die absolute refraktäre Periode

[1]) Vgl. hierzu die Ansichten von *J. S. Beritoff:* Ergebnisse der Physiologie (herausgegeben von *Asher-Spiro*). **23** (1). 33 (1923). Hier finden sich zahlreiche Literaturhinweise. — [2]) Vgl. *A. V. Hill:* Proceed. of the physiol. soc. London. 1921.

einnimmt. In der Zeit der relativen Unerregbarkeit steigt die Erregbarkeit von Moment zu Moment an, bis der Ausgangszustand erreicht ist. Er wird dann, wie S. 474 geschildert, überschritten[1]).

Über die überragende Bedeutung der Reflexvorgänge auch für unseren Organismus brauchen wir nicht viele Worte zu machen. Ein Blick auf alles das, was wir im Laufe der einzelnen Vorlesungen kennengelernt haben, zeigt uns, wie außerordentlich viele Vorgänge von Reflexgeschehen abhängig sind. Wir brauchen nur an die gesamten Geschehnisse zu erinnern, die unter dem Einfluß des sympathischen und parasympathischen Nervensystems ablaufen, wobei wir ohne Zweifel neben dem gesamten Sekretionssystem auch noch das Inkretionssystem mit einzuschalten haben, denn es stehen die Sekretionsorgane nebst den Inkretionsorganen (ferner auch die Exkretionsorgane) unter dem ihre Tätigkeit regelnden Einfluß des sympathischen und parasympathischen Nervensystems. Die abgegebenen Inkretstoffe wirken sich ihrerseits in einer Weise aus, die unabhängig von unserem Willen ist. Unsere ganze Entwicklung und unser Wohlbefinden hängen in erster Linie vom harmonischen Zusammenspiel aller jener Vorgänge ab, die unausgesetzt regelnd in das Zellstoffwechselgetriebe eingreifen, und bewirken, daß die fortlaufend einsetzenden Störungen von Gleichgewichten aller Art gewisse Grenzen nicht überschreiten. Eine Unsumme von Selbstregulationen wirkt sich aus. Fortwährend entstehen Reize. Damit ist immer wieder ein Anstoß zur Auslösung von Erregungsvorgängen gegeben. Afferente Bahnen übertragen sie Zentren, von denen sie auf afferente Bahnen übergehen, um sich dann in der Beeinflussung eines Bewegungsvorganges oder in einer solchen eines Sekretions- oder Inkretionsprozesses auszuwirken. Ein Blick auf die Regulation von Kreislauf und Atmung läßt uns gleichfalls die überragende Bedeutung der Reflexvorgänge eindringlich erkennen. Das gleiche ist der Fall, wenn wir uns der Leistungen des Verdauungskanales mit seinen Anhangsdrüsen errinnern.

Die Reflexvorgänge beherrschen nicht nur Funktionen, die den genannten Nervensystemen unterstellt sind, vielmehr wirken sie sich in großem Umfange auch bei Geschehnissen aus, die vom zerebralen und zerebrospinalen Nervensystem aus beeinflußt werden. Es genügt, an die Tatsache zu erinnern, daß wohl beispielsweise der Antrieb zum Gehen etwas der Willkür Unterworfenes ist, dagegen vollziehen sich alle jene so komplizierten und in so feiner Weise den gerade vorhandenen Anforderungen angepaßten Funktionen der beteiligten Muskelgebiete, die zu einer Fortbewegung des Körpers führen, ohne bewußte Kontrolle. Zahlreiche Sinnesgebiete empfangen in jedem Augenblick des Gehaktes Reize, die sich sofort in entsprechendes motorisches Geschehen umsetzen. Wir haben seinerzeit (vgl. Vorlesung 1—4) erfahren, wie außerordentlich mannigfaltige Systeme des Nervengewebes die Haltung und ihre Veränderung beeinflussen. Kortiko-spinale Systeme und subkortiko-spinale Anteile machen ihren Einfluß auf die gleichen

[1]) Vgl. hierzu u. a. *J. S. Beritoff:* Z. f. Biol. **62**. 124 (1913). — *E. D. Adrian:* J. of physiol. **54**. 1 (1920). — *H. Wastl:* Z. f. Biol. **75**. 289 (1922). — Eine andere Auffassung vgl. bei *Fr. W. Fröhlich:* Ergebnisse der Physiol. (herausgegeben von *Asher-Spiro*). **16**. 40 (1918).

motorischen Zellen, von denen aus die Beziehung zur Muskulatur geknüpft ist, geltend. Großhirn und Kleinhirn greifen mit phylogenetisch alten und neuen Anteilen in die Bewegungsvorgänge ein. Unzweifelhaft ist auch das sympathische Nervensystem nebst dem parasympathischen in irgendeiner noch nicht genau aufgeklärten Form an jenen Reflexmechanismen beteiligt, die Gehen und Stehen unterhalten.

Der Umstand, daß so zahlreiche Vorgänge, die für die Erhaltung des Individuums und damit auch seiner Art notwendig sind, ohne Beteiligung jener Vorgänge und Einrichtungen des Zentralnervensystems verlaufen können, denen mit Bewußtsein verknüpftes Geschehen zugrunde liegt, bedeutet eine Freigabe von Großhirnrindenanteilen für andere Aufgaben. Haben wir eine Person vor uns, bei der jener Reflexmechanismus, der das einmal in Betrieb gesetzte Gehen unterhält, gestört ist, dann muß diese unter Aufbietung der vollen Aufmerksamkeit und unter Inanspruchnahme insbesondere des Lichtsinnes jeden Schritt genau überwachen. Sie kann sich je nach dem Umfang der Störung während des Gehens mit wenig oder gar nichts anderem beschäftigen. Schon die Unterhaltung im Gehen wird ihr schwer, oder sie ist ihr ganz unmöglich. Sie setzt sich oder stützt sich irgendwo auf, wenn sie ihr Großhirn für andere Funktionen freimachen will. An derartigen Fällen — es braucht z. B. nur die Überführung von durch propriozeptive Reize ausgelösten Erregungen gestört und damit die Sensomotilität in ihren engen Beziehungen gelöst zu sein — wird besonders eindringlich die hohe Bedeutung aller jener Reflexsysteme, die unter Verwendung zahlreicher Umschaltestellen wohl zum größten Teil über Beziehungen zum Nucleus ruber Einfluß auf die Vorderhornzellen gewinnen, klar ersichtlich. Aber auch dann, wenn eine mit Willen eingeleitete und fortlaufend bewußt kontrollierte Bewegung stattfindet, wie es z. B. bei der Durchführung eines bis dahin ungewohnten Bewegungsvorganges der Fall ist, dürfte das extrapyramidale System mit einzelnen seiner Anteile mitwirken und durch Übermittlung von Impulsen die Vorderhornzellen in Bereitschaft für bestimmtes Geschehen halten.

Vorlesung 20.

Überblick über Bau und Funktionen der Großhirnrinde. Die Versorgung des Zentralnervensystems mit Blut. Die Bedeutung des Liquor cerebrospinalis.

Von den einzelnen Sinnesorganen bzw. -zellen ausgehend, haben wir die zugehörigen Leitungsbahnen und anschließend daran jene Stellen des Zentralnervensystems kennengelernt, in denen die durch den übertragenen Erregungsvorgang ausgelösten Geschehnisse als Empfindungen besonderer Art in Erscheinung treten[1]). Fehlen jene Zentren oder sind sie z. B. im Schlafzustand, während einer Ohnmacht oder im Zustand der Narkose ausgeschaltet, so unterbleibt die Empfindung als solche. Sie stellt unter allen Umständen einen uns bewußt werdenden Vorgang dar. Wir können zur Zeit nicht aussagen, was Bewußtsein seinem Wesen nach bedeutet. Wir können es nur umschreiben. Damit ist jedoch nicht viel gewonnen. Solange wir nicht angeben können, was für Voraussetzungen einem bewußten Vorgang zugrunde liegen, führen uns bloße Vorstellungen über Möglichkeiten seines Zustandekommens nicht weiter. Warum kommt es z. B. im Schlafzustand zu keiner Empfindung? Es sind eine ganze Reihe von Möglichkeiten gegeben. Es kann sein, daß jene Stellen, in denen bewußte Vorgänge zur Ausbildung kommen, unerregbar sind. Es ist jedoch auch möglich, daß die Erregungszuleitung im ganzen in Frage kommenden System irgendwo behindert ist. Man kann ganz allgemein von einer Hemmung sprechen, doch besagt diese Bezeichnung nicht viel, weil, wie wir gesehen haben, Funktionen auf mannigfache Weise an ihrer Durchführung behindert sein können.

Uns interessiert an dieser Stelle zunächst, daß wir imstande sind, bestimmte Anteile der Großhirnrinde mit bestimmten Sinnesfunktionen zu verknüpfen. Wir haben weiterhin erfahren, daß wir neben Empfindungszentren noch Erinnerungszentren unterscheiden können. Endlich haben wir den Anteil der Großhirnrinde kennengelernt, der in Beziehungen zur quergestreiften Muskulatur steht. Wir erfuhren, daß von bestimmten Stellen des motorischen Rindenfeldes aus sich bestimmte Bewegungsvorgänge auslösen lassen. Wir waren schon bei der Besprechung der Augenbewegungen auf „Blickzentren" gestoßen[2]), die von bestimmten Sinneszentren aus mit Erregungen versehen werden und dann entsprechende Einstellungen der beiden Bulbi hervorrufen.

---

[1]) Vgl. hierzu Physiologie III, Vorlesung 3—22. — [2]) Vgl. Physiologie III, S. 261 ff.

Abb. 172. Schema der auf der Konvexität des Meerkatzengehirns abgrenzbaren Rindenfelder.

Wir wollen an Hand der Abbildungen 172—175[1]) uns nochmals mit dem augenblicklichen Stand der sog. Topographie der Großhirnrinde bekanntmachen[2]). Wir haben wiederholt hervor-

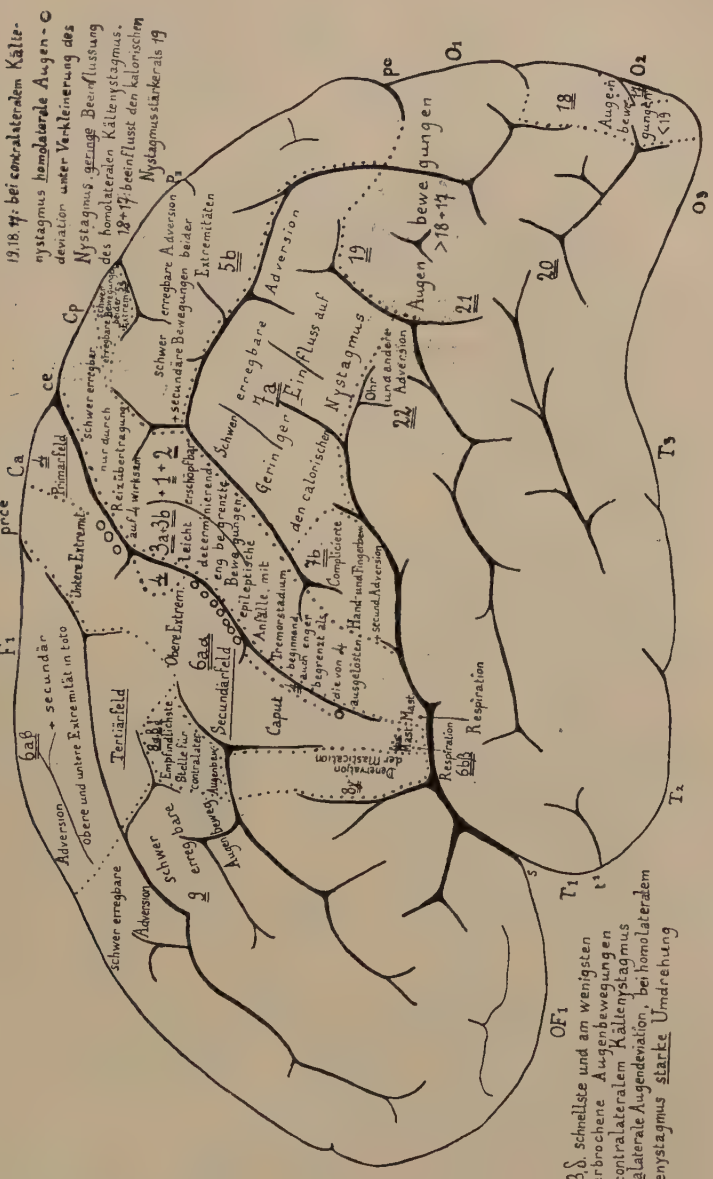
[1]) Entnommen: *O. Vogt:* Allg. Z. f. Psychiatrie. **86** (1927). — [2]) Vgl. hierzu auch Physiologie III und diesen Band Vorlesung 1. — Vgl. insbesondere Zitat [1]), S. 21.

Abb. 173.

Die reizphysiologische und architektonische Felderung des Meerkatzengehirns.

gehoben, daß es einen großen Triumph unentwegten Ringens um Erkenntnis der Leistungen des Großhirns bedeutet, daß es gelungen ist, von einer ganzen Reihe von Wegen aus zu gut übereinstimmenden Ergebnissen in der Aufteilung des Großhirnrindengebietes in „Einzelorgane“ mit bestimmten Leistungen zu gelangen.

Abb. 174.


19.18.17: bei contralateralem Kälte-nystagmus homolaterale Augen-deviation unter Verkleinerung des Nystagmus geringe Beeinflussung des homolateralen Kältenystagmus. 18+17 beeinflusst den kalorischen Nystagmus stärker als 19
Primärfeld
Schwer erregbar nur durch Reizübertragung
Schwer erregbar Adversion
Schwer erregbare Adversion
Schwer erregbare Bewegungen beider Extremitäten
Adversion
Augenbewegungen
Augenbewegungen
Augenbewegungen
Adversion
Obere und untere Extremität
Tertiärfeld
Sekundärfeld
Caput
Respiration
Respiration
Nystagmus
Ohr
Ohr
Ohr

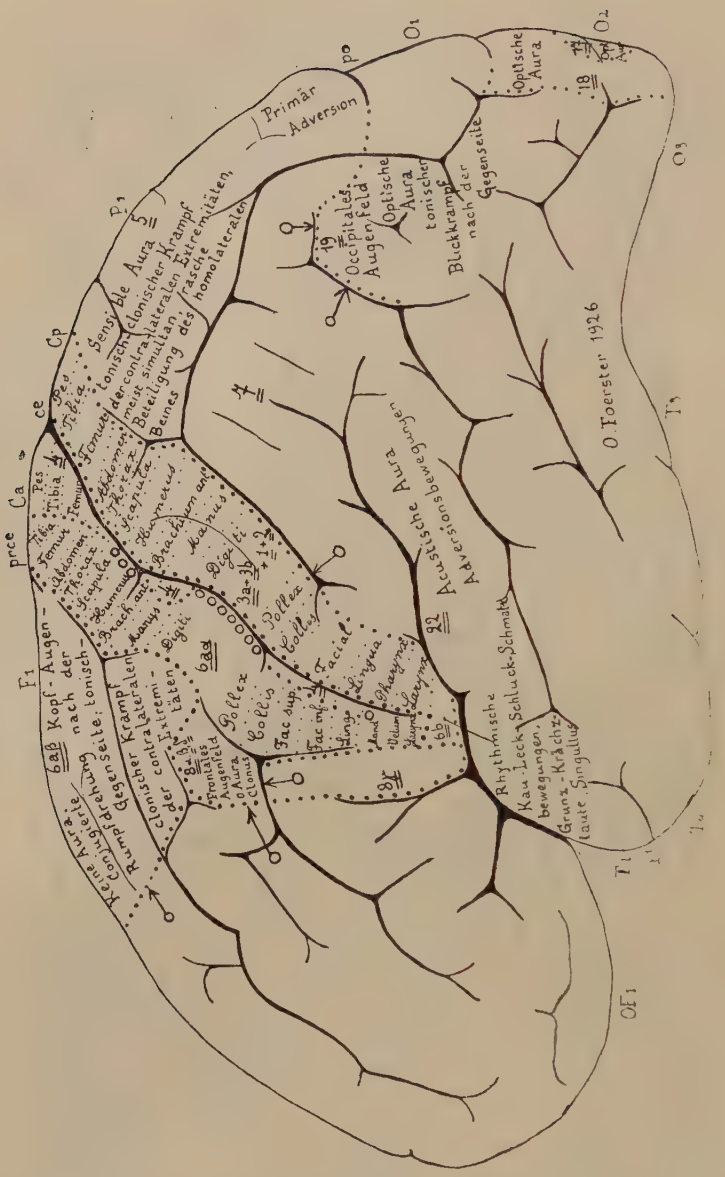


Abb. 175.

O. Foersters Reizergebnisse an der Konvexität der menschlichen Großhirnhemisphäre.

seiner Entwicklung vollendeten Gewebes. Dazu kam die Erfahrung des Funktionsausfalls bestimmter Systeme nach erfolgter Störung innerhalb bestimmter Anteile des Zentralnervensystems, und endlich erbrachte das Experiment große Erfolge. Reizversuch und die Ausschaltung von Großhirnrindenbezirken führten gemeinsam zu einer immer weitergehenden Aufklärung der Funktionen der Großhirnrinde. Alle Beobachtungen gipfeln in dem Ergebnis von funktionell und zugleich in

ihrer Struktur verschiedenen Gebieten dieses Anteiles des Zentralnervensystems. Die Großhirnrinde stellt eine Zusammenfassung einer großen Reihe von Systemen dar, von denen jedes in sich abgeschlossen ist und zugleich in überwältigender Fülle Beziehungen zu zahlreichen anderen Teilgebieten der Großhirnrinde und vielen subkortikalen Gebieten unterhält. Wir haben jedes einzelne System für sich kennengelernt — Sinneszelle, Nervenbahn, Zwischenzentren, Großhirnrindenzentren bzw. Großhirnrindenzentrum, zugehörige Bahn, vermittelnde Zellen in subkortikalen Gebieten und im Rückenmark, Muskelgewebe.

Den wesentlichsten Fortschritt in der Erkenntnis der Gliederung der Großhirnrinde in Anteile mit bestimmten Funktionen verdanken wir der unmittelbaren Verknüpfung von Reizversuchen mit morphologischen Studien[1]). So wurde bei Meerkatzen (Cercopithecus-Arten) mittels elektrischer Reizung ein Bezirk der Großhirnrinde nach dem anderen auf die Auslösbarkeit bestimmter motorischer Erscheinungen geprüft. Die Grenzen jener Anteile, die ein bestimmtes Ergebnis zeitigten, wurden mittels Einschnitten in die Rindensubstanz festgelegt. Nunmehr wurde das Tier getötet und jeder einzelne Bezirk für sich in mikroskopische Schnitte zerlegt und seine Struktur betrachtet. Es zeigte sich, daß jedem einzelnen Felde Besonderheiten in der Ausbildung der einzelnen Schichten zukommen. Da, wo das einzelne Rindenfeld, genannt Area architectonica, an Nachbargebiete anstößt, zeigen sich Übergangsstellen, an denen sich in allen Schichten linear scharf erkennbare Änderungen zeigen. Insgesamt sind zur Zeit mehr als zweihundert solcher Rindenfelder auf der Großhirnhemisphäre des Menschen abgegrenzt worden. In den Abb. 176—179[2]), S. 522—523, ist an einigen Beispielen der verschiedenartige Bau der einzelnen Rindenschichten verschiedener Großhirnanteile dargestellt. Von besonderer Bedeutung ist, daß jede cytoarchitektonische Area auch ihre besondere Myeloarchitektonik hat. Charakterisiert sind die einzelnen Rindenfelder durch die Anzahl der unterscheidbaren Schichten und Unterschichten; ferner durch die Dichtigkeit und das Ausmaß der in ihnen vorhandenen nervösen Elemente. Von ganz besonderem Interesse ist der Umstand, daß sich im Ausbau der einzelnen Rindenfelder individuelle Unterschiede nachweisen lassen.

In Abb. 172, S. 517, sind in Form eines Schemas jene auf der Konvexität des Meerkatzengehirns befindlichen Felder eingezeichnet, die sich einerseits durch Reizversuche und andererseits auf Grund cyto-architektonischer Verschiedenheiten abgrenzen lassen. In der zugehörigen Abb. 173, S. 518, sind die Beziehungen zu bestimmten Körperstellen, deren Muskulatur von jenen Stellen aus beeinflußbar ist, eingetragen. Ferner finden sich Bezeichnungen, die auf bestimmte Funktionen hinweisen. Betrachten wir zunächst die Gegend um den Sulcus centralis (in Abb. 172 *ce*) herum. Unmittelbar nach vorne von ihm

---

[1]) *O. Vogt:* Allg. Z. f. Psychiatrie. **86**. (1927). — Vgl. auch *C.* u. *O. Vogt:* J. f. Psychol. u. Neurol. **28**. 1 (1922); Die Naturwissenschaften. **14**. 1190 (1926). — *O. Vogt:* Ebenda. **31**. 245 (1925). — *Cécile Vogt:* Zbl. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **101**. 798 (1926). — *Oskar Vogt:* Ebenda. **101**. 805 (1926). — [2]) Es sei Herrn Prof. Dr. *O. Vogt* auch an dieser Stelle für die freundliche Überlassung der Abbildungen gedankt.

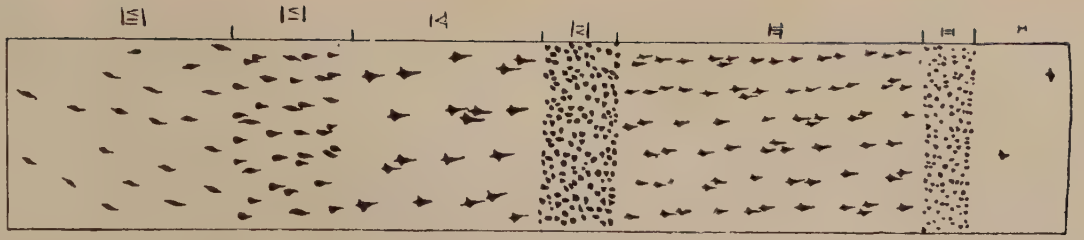


Abb. 176. Ontogenetischer Grundtypus des Isokortex. Auf eine nur vereinzelte Ganglienzellen enthaltende Lamina zonalis (*I*) folgt die aus vielen kleinen Zellen bestehende Lamina corpuscularis (*II*). Darauf folgt eine aus weniger, aber größeren pyramidenförmigen Zellen bestehende Lamina pyramidalis (*III*). Die *IV*. Schicht besteht wieder aus zahlreichen kleinen Zellen, den sog. Körnern (Lamina granularis). *V* (Lamina ganglionaris) zeigt wieder weniger Zellen. Diese sind ausgesprochen pyramidenförmig und größer als die der Schicht *III*. Die dann folgende Lamina multiformis (*VI*) enthält wieder zahlreiche Zellen. Sie sind kleiner als die der Schicht *V* und von verschiedener Form. Es überwiegen aber dreieckige Zellen. Die innerste Schicht, die Lamina infima (*VII*), besteht aus weniger und meist spindelförmigen Zellen.

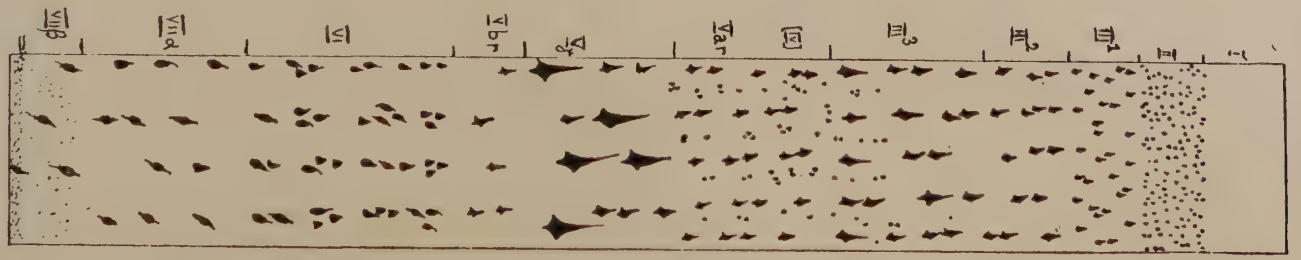
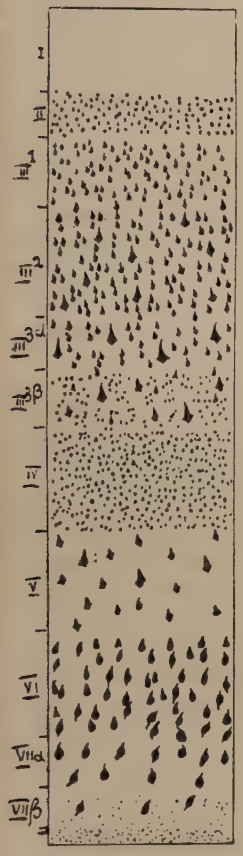


Abb. 177. Area gigantopyramidalis der vorderen Zentralwindung des erwachsenen Menschen. In der sehr breiten Rinde folgt auf eine breite, kleinzellige *II*. Schicht eine dreiteilige *III*. Schicht mit zunehmend größeren Pyramidenzellen. Die in einer ontogenetischen Periode eine *IV*. Schicht bildenden Körner sind nur noch teilweise, und zwar in zerstreuter Form vorhanden. Es stößt deshalb die *V*. Schicht unmittelbar an die *III*. Schicht an. In der *V*. Schicht sind in einer Außen- (*Var*) und in einer Innenschicht (*Vbr*) kleinere Pyramidenzellen vorhanden, in der Mitte (*Vγ*), finden sich die *Betz*schen Riesenpyramidenzellen. *VI* enthält dreieckige und Spindelzellen, Schicht *VII* besteht vornehmlich aus Spindelzellen. Sie ist nicht scharf gegen das Mark abgesetzt.

stoßen wir auf das leicht erregbare und die Erregung unmittelbar in die Peripherie leitende Primärfeld für Spezialbewegungen. Diesem Gebiet entspricht die Area giganto-pyramidalis (Feld 4). Das Rindenfeld 4 läßt sich auf Grund der Struktur in Unterfelder abteilen. Unterfeld 4*a* deckt sich mit dem Gebiet für Bewegungen der unteren Extremität und der Wirbelsäule, Unterfeld 4*b* mit demjenigen für solche der oberen Extremität, und 4*c* endlich steht in Beziehung zur Hals- und Kopfmuskulatur (vgl. Abb. 173, S. 518). Oral von dem Primärfeld 4 mit seinen Anteilen (*a*—*c*) befindet sich das Sekundärfeld für Spezialbewegungen (Feld 6 a α in Abb. 172 und 173). Von diesem Gebiet aus erhalten wir erst bei stärkeren Reizungen Bewegungen. Sie gleichen den vom Primärfeld 4 ausgelösten, zeigen jedoch die Neigung zu schneller Irradiation. Wird dieses Rindenfeld durch entsprechende Einschnitte von seinen Beziehungen zum erwähnten Primärfeld abgetrennt, dann erhält man durch seine Reizung keinen Erfolg mehr. Es steht somit nicht in direkter Beziehung zu mit Muskelgebieten verknüpften Systemen, vielmehr wirkt es über Zentren des Primärfeldes.

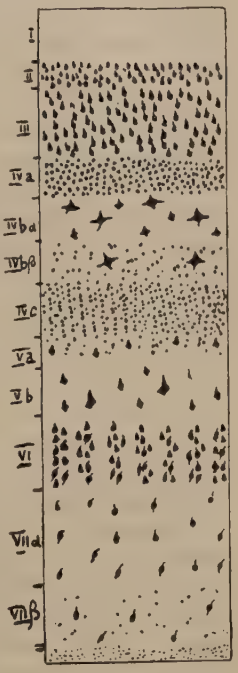
Oral vom genannten Sekundärfeld stoßen wir auf das Gebiet 6 *a* β. Von diesem, Tertiärfeld genannten Bezirk, lassen sich durch schwache Reize Bewegungen der Augen, des Kopfes und des Rumpfes herbeiführen, und zwar nach der entgegengesetzten Seite. Ferner wird die Ohrmuschel der entgegengesetzten Körperseite bewegt. Die ganzen Bewegungsvorgänge erinnern an jene, die

Abb. 178.



Area supragranularis der hinteren Zentralwindung des erwachsenen Menschen. Schmale Rinde. Auf eine dichte und kleinzellige *II.* Schicht folgt eine verhältnismäßig kleinzellige und zellreiche *III.* In der inneren Hälfte ihrer dritten Unterschicht (*III* 3 β) begegnen wir bereits zahlreichen Körnern. Breite *IV.* Schicht, *V*—*VII* schmal, dabei *V* besonders zellarm, Schicht *VII* nach dem Mark zu scharf abgesetzt.

Abb. 179.



Area striata des erwachsenen Menschen. Schmalste Rinde des Isokortex. Auf eine aus relativ großen Zellen bestehende II. Schicht folgt eine schmale, nicht gegliederte *III.* Die *IV.* Schicht ist in vier Unterschichten geteilt. Die äußerste (*IV a*) und die innerste (*IV c*) bestehen nur aus Körnern. Die beiden Mittelschichten (*VI b* α und *VI b* β) sind reich an großen Sternzellen. Von diesen Schichten enthält die innere (*IV b* β) gleichzeitig zahlreiche Körner. Die Schicht *V* zerfällt in eine sehr schmale, noch zahlreiche Körner enthaltende Schicht *Va* und in eine doppelt so breite, einzelne große Ganglienzellen (*Meynert*sche Solitärzellen) aufweisende Schicht *Vb*. Schicht *VII* ist scharf gegen das Mark abgesetzt.

zustande kommen, wenn die Aufmerksamkeit auf etwas gelenkt ist. *Oskar Vogt*, dem wir im wesentlichen die hier mitgeteilten Befunde verdanken, hat deshalb die von dem Gebiet $6a\beta$ auslösbaren Bewegungen als Adversionsbewegungen bezeichnet. Wird der Reiz verstärkt, dann kommt es zur Auslösung von Bewegungen in den beiden Extremitäten.

Oroventral von dem ventralen Abschnitt von $6a\alpha$ folgt das Feld $6b\alpha$. Von ihm aus lassen sich rhythmische Bewegungen der Zunge, des Mundes, des Schlundes und des Kehlkopfes auslösen. Wieder anders gebaut ist die sich ventrooral an dieses Feld anschließende Gegend $6b\beta$. Wird sie gereizt, dann kommt es zu einer Beeinflussung der Atmung.

Schwache Reize lösen von den Feldern $8\delta, \beta$ und α Augenbewegungen aus, während vom Feld 8γ aus eine spontan hervorgerufene rhythmische Mundbewegung zum Stillstand gebracht wird. Man kann die letztere auch durch Reizung vom Feld $6b\alpha$ aus hervorbringen. Auch dann folgt der Reizung des Gebietes 8γ Aufhören der erwähnten Bewegung. Weiterhin sind bei ziemlich starken Reizen Adversionsbewegungen von dem oral von $8\delta, \beta, \alpha$ gelegenen Gebiet erhalten worden, und zwar primär im wesentlichen Augenbewegungen.

Kaudal vom Sulcus centralis liegt ein Gebiet, von dessen einzelnen Stellen aus bei stärkeren Reizen in etwa der gleichen Höhe, wie in den vor dem genannten Sulcus befindlichen Feldern, entsprechende Bewegungsvorgänge auslösbar sind. Bei der Reizung dieses Bezirkes tritt bald Erschöpfung ein. Es besteht noch weniger Neigung zur Irradiation als vom Feld 4 aus. In Abb. 173, S. 518, sind die einzelnen Anteile des in Frage stehenden Gebietes eingetragen. Werden von ihm aus epileptische Krämpfe ausgelöst, dann erfolgt zunächst eine Periode des Tremors, dem sich dann klonische Bewegungen anschließen. Kaudal ist dieses Gebiet scharf abgegrenzt. Es gehören ihm die cytoarchitektonisch ganz verschiedenartigen Gebiete 1, 2, $3a$ und $3b$ an. Auf Grund der verschiedenen Struktur dieser vier Felder darf geschlossen werden, daß ihnen besondere Funktionen zukommen, doch ist es bisher nicht geglückt, sie in dieser Beziehung restlos zu charakterisieren.

Interessant ist, daß wieder von einem anderen Gebiete — $5a$ — gleichzeitige Bewegung der oberen und unteren Extremität auslösbar ist. Reizung von $5b$ ergibt eine Bewegung der Augen nach unten mit sekundärer Bewegung beider Extremitäten. Von $7b$ aus erhält man bei Reizung komplexe Bewegungen der Hand mit sekundären Adversionsbewegungen. Feld $7a$ steht mit der Bewegung der Augen in Beziehung. Das gleiche gilt von den Feldern $19a$, 18 und 17. Feld $22a$ liefert Ohrmuschel- und Augenbewegungen.

Überblicken wir die mitgeteilten Befunde, dann tauchen manche Fragen auf. Zunächst interessiert es uns, zu erfahren, ob die Augenbewegungen, die, wie wir gesehen haben, von so mancherlei Rindenfeldern aus zur Auslösung gebracht werden können, sich in irgendeiner Weise in ihrer Art unterscheiden. Durch elektrische Reizung

der betreffenden Gebiete allein ließ sich diese Frage nicht beantworten, wohl aber gelang eine Unterscheidung, als zu einem Hilfsmittel gegriffen wurde, das wir bereits eingehend erörtert haben[1]), nämlich zur Auslösung des sog. kalorischen und insbesondere des Kältenystagmus. Es zeigte sich, daß sich von der Feldergruppe 8 δ, β und α aus die schnellsten und am wenigsten unterbrochenen Augenbewegungen auslösen lassen. Ferner wurden die Augen auch bei kontralateralem Kältenystagmus nach der kontralateralen Seite gewendet, während ein homolateral gerichteter Kältenystagmus eine starke Umdrehung erfährt. Wurde während der Reizung der Felder 19 *a*, 18 und 17 zugleich ein kalorischer Nystagmus ausgelöst, dann zeigten sich langsamere Augenbewegungen, als wenn der Reiz die Felder 8 α, β, δ traf. Während eines kontralateralen Kältenystagmus ergab die Reizung der genannten Felder (19 *a*, 18 und 17) eine homolaterale Augenabweichung unter Verkleinerung des Nystagmus. Der homolaterale Kältenystagmus wurde nur wenig beeinflußt. Gewiß bedeuten diese Feststellungen noch keinen Abschluß der Erforschung jener Zentren, die mit Augenmuskeln in Beziehung stehen. Wir erkennen jedoch in dem gemachten Vorstoß eine Möglichkeit, tiefer in die Besonderheiten der Funktionen einzelner Rindenfelder einzudringen.

Begeben wir uns nunmehr zur Betrachtung der Architektonik der Großhirnrinde des Menschen. Ein Blick auf die Abb. 174, S. 519, zeigt uns ohne weiteres die weitgehende Übereinstimmung in der Felderung mit derjenigen, die wir soeben beim Meerkatzengehirn kennengelernt haben. Sie stellt die in der Großhirnrinde des Menschen vorhandenen architektonischen Homologa der bei den Meerkatzen mittels Reizung abgrenzbaren Felder dar. In Abb. 175, S. 520, ist die „Topographie" an der Konvexität der Großhirnhemisphäre des Menschen wiedergegeben, so wie sie *O. Foerster* auf Grund von Reizversuchen festgestellt hat[2]). Man erkennt ohne weiteres die große Übereinstimmung in der Feldabgrenzung in den Abb. 174 und 175.

Eine Besonderheit liegt in der Lage von Rindenfeld 4. Im Gegensatz zu seiner Ausbreitung beim Meerkatzengehirn findet es sich beim Menschen hauptsächlich im Sulcus centralis. Das Kulmen der vorderen Zentralwindung, von dem aus sich Spezialbewegungen auslösen lassen, wird in ventralwärts zunehmendem Grade vom Gebiet 6 *a* α eingenommen. Dieses muß nach seiner ganzen Struktur und nach den Reaktionen, die bei seiner Reizung erfolgen, ein Sekundärfeld darstellen. Es konnte in der Tat gezeigt werden, daß der zu 6 *a* α gehörende Rückenanteil des Kulmen der vorderen Zentralwindung in dem Augenblick unerregbar wird, in dem nahe dem Sulcus centralis oberflächliche Einschnitte in die Hirnrinde gemacht werden. Daraus geht hervor, daß keine direkte Verbindung zu den in Frage kommenden Muskelgebieten vorhanden ist.

Wir erkennen in Abb. 175, S. 520, weitere, uns bereits vertraute Felder. Wir stoßen auf das Augenfeld 8 δ, β und α und das Gebiet 3 *a*, 3 *b*, 1 und 2. Ferner bemerken wir das Tertiärfeld 6 α β. In

[1]) Vgl. Physiologie III, S. 276. — [2]) *O. Foerster:* Zbl. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **44**. 759 (1926).

Abb. 175, S. 520, sind die zugehörigen Beziehungen zu bestimmten Körpergegenden bzw. die von den einzelnen Stellen auslösbaren Bewegungsvorgänge eingezeichnet. Hervorgehoben sei noch, daß vom ventralsten Teil des Gyrus centralis anterior Mastikationsbewegungen auslösbar sind. Es lassen sich vom Operculumgebiet der Zentralwindungen nicht nur rhythmische Kau-, Leck-, Schluck- und Schmatzbewegungen hervorbringen, sondern auch Grunz- und Krächzlaute sowie Singultus. Vom vorderen Teil des Feldes 7 aus können ähnliche Bewegungen in Gang gebracht werden, wie von den Feldern 3 *a*, 3 *b*, 1 und 2 aus (vgl. hierzu S. 524). Vom hinteren Teil des Feldes 7 sind Augenbewegungen auslösbar. Das gleiche gilt von Feld 19, während von den Feldern 18 und 17 beim Menschen kein Einfluß auf die Stellung der Augen feststellbar war.

Von ganz besonderem Interesse ist die Beobachtung von durch Reizung der Großhirnrinde auslösbaren Bewußtseinserscheinungen. *O. Foerster*, dem wir die ausgedehntesten Untersuchungen auf diesem Gebiete verdanken, führte seine Eingriffe zur Freilegung der Großhirnoberfläche in Lokalanästhesie durch. Die wesentlichsten Befunde in der erwähnten Richtung sind die folgenden. Von den Rindenfeldern 4, 6 *a* α, 6 *a* β, 8 α, β und δ aus treten auch dann keine Erscheinungen einer psychischen Aura auf, wenn deren Reizung so weit getrieben wird, daß es zur Auslösung eines epileptischen Anfalles kommt. Von den weiter kaudal gelegenen Gebieten dagegen ließen sich regelmäßig sensorische Erscheinungen auslösen, und zwar vom postzentralen Gebiet segmental begrenzte, von 5 solche in den ganzen Extremitäten, von 22 akustische, von 19 mit Augenbewegungen verbundene starke Bildhalluzinationen und schließlich von Feld 18 und 17 von kürzeren Bewegungen der Augen begleitete optische Photome. Diese Feststellungen fesseln unser Interesse in besonders hohem Maße, weisen sie doch darauf hin, daß psychische Erscheinungen nur von Stellen mit ganz bestimmter Struktur auslösbar sind. Weiterhin erkennen wir, daß jene je nach den in Erregung versetzten Feldern verschiedenartig sind. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß bei Reizung innerhalb der motorischen Region keine Empfindungen zur Auslösung kamen. Die Patienten, bei denen Bewegungsvorgänge ausgelöst wurden, wurden von diesen überrascht. Sie vermochten sie nicht willkürlich zu unterdrücken[1]). Bei Gelegenheit von solchen Reizversuchen wurde die Zeit bestimmt, die vom Moment des Reizes bis zum Beginn der Reaktion — festgestellt wurde entweder der Bewegungsbeginn oder das Auftreten von Erregungsströmen — verging. Sie zeigte erhebliche Unterschiede und umfaßte etwa 100 σ. Rechnet man für die Leitungszeit in den in Frage kommenden peripheren Nerven und für die Latenzzeit im Muskel 10 σ, dann verbleiben für die Latenzzeit der Rindenreizung, die Leitung in der Pyramidenbahn und die Umschaltung in dieser auf die Vorderhornzellen 90 σ. Nun wird die Latenzzeit der Rindenreizung auf etwa 45 σ geschätzt. Es verbleiben somit rund 45 σ für die beiden anderen Anteile der Erregungsübertragung. Man kann bei den Pyramiden-

[1]) *Hans Berger:* Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. **77**. 321 (1926).

fasern mit einer Fortpflanzungsgeschwindigkeit von etwa 5—7 *m* pro Sekunde rechnen (vgl. hierzu die bei peripheren Nerven gefundenen Werte S. 132).

Die vergleichende Untersuchung der Großhirnrinde z. B. bei Affen und beim Menschen hat zu dem wichtigen Ergebnis geführt, daß zwar, wie wir das oben hervorgehoben haben, viele weitgehende Ähnlichkeiten vorhanden sind, jedoch ergeben sich darüber hinaus Anzeichen einer Weiterentwicklung. So erkennen wir z. B., daß die Rindenfelder $6\,a\,\alpha$ und $6\,a\,\beta$ beim Menschen gegenüber dem Felde 4 wesentlich vergrößert sind. Vor allem ist die weitere Zerlegung der Felder in besondere Struktur- und Funktionsgebiete bemerkenswert. Offenbar wirkt sich der aufrechte Gang des Menschen in der weiteren Differenzierung der genannten motorischen Gebiete aus. Interessant ist fernerhin, daß in der linken Hemisphäre manche Felder weitgehender differenziert sind als auf der rechten Seite, womit die von uns wiederholt betonte funktionelle Überlegenheit des linken Gehirns gegenüber dem rechten (beim Rechtshänder!) ihr materielles Substrat erhält.

Hier sei noch eingefügt, daß es geglückt ist, sensorische Felder mittels Strychnins abzugrenzen[1]). Es treten bei Auftragung einer 1—3%igen Lösung dieses Alkaloides auf bestimmte Anteile der Großhirnrinde ganz charakteristische Störungen der Sensibilität — Hyperästhesie und Hyperalgesie — auf. In Abb. 180, S. 528, sind die auf diese Weise ermittelten Zonen für das Makakengehirn eingezeichnet. Man erkennt das Übergreifen der sensorischen Gebiete auf die präzentrale Gegend[2]).

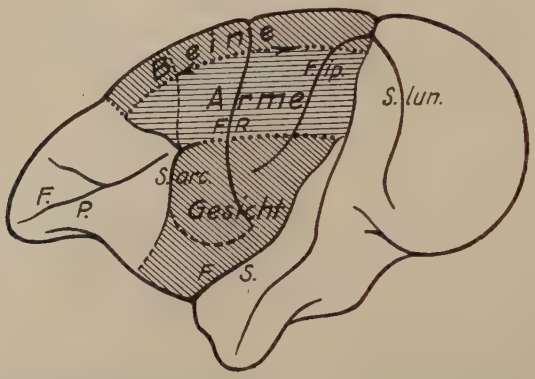
Die Vorstellung einer scharfen Lokalisation bestimmter Funktionen innerhalb der Großhirnrinde begegnet auch heute noch Zweifeln. Man glaubt, daß die so unendlich große Mannigfaltigkeit aller jener Vorgänge, an denen dieser Anteil des Zentralnervensystems führend beteiligt ist, keine Erklärung in der Annahme einer „Felderung" finden könne. Bei genauerer Betrachtung der morphologischen Feststellungen, der Ergebnisse der Reizversuche — z. B. Auslösung von lokalisierten Bewegungsvorgängen bei schwacher Reizung einer bestimmten Stelle der Großhirnrinde, Beteiligung weiterer Muskelgruppen bei stärkerer Reizung und schließlich Hervorrufung von weitere Muskelgebiete ergreifenden Krämpfen — und vor allem auch des Befundes, daß bei bestimmten Erkrankungen ganz bestimmte Schichten von bestimmten Rindenfeldern Veränderungen zeigen, während unmittelbar benachbarte unverändert bleiben, erkennt man, daß ohne jeden Zweifel in der großen Mannigfaltigkeit der vorhandenen Strukturen ein ausreichendes materielles Substrat zur Erklärung der Vielgestaltigkeit der motorischen und vor allem auch der sensorischen Funktionen gegeben ist. Gewiß bedeuten die rund 200 Felder, die bis jetzt abgegrenzt werden konnten, noch keinen Abschluß der Differenzierung der Großhirnoberfläche, vielmehr

---

[1]) *J. G. Dusser de Barenne:* Quart. j. of exper. physiol. **9**. 355 (1916); Deutsche Z. f. Nervenheilk. **83**. 273 (1924). — [2]) Vgl. hierzu auch *O. Minkowski:* Neurol. Zbl. **36**. 572 (1917). Schweizer Arch. f. Neurol. u. Psych. **12**. 71, 227 (1923); **14**. 255 (1923); **15**. 97 (1923/24). — Vgl. ferner *C. T. van Valkenburg:* Zbl. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **32**. H. 2/3 (1916).

sind weitere Abgrenzungen von morphologisch und funktionell eigenartigen Gebieten zu erwarten. Nun besteht jedes Rindenfeld aus durchschnittlich zehn Schichten. Jede davon hat ohne Zweifel ihre besondere Bedeutung[1]). Ferner sind gewiß innerhalb jeder Schicht Nervenzellen mit verschiedenen Funktionen vereinigt. Bedenken wir weiterhin, daß jede einzelne Schicht mannigfaltige Beziehungen unterhält — manche davon empfangen von der Peripherie her Erregungszuleitungen, andere sind durch Assoziationsbahnen in mannigfacher Weise mit anderen Gebieten verbunden u. s. w. —, dann ersteht vor unserem Auge eine unübersehbar große Mannigfaltigkeit von Möglichkeiten

Abb. 180.



Das dunkle Feld gibt die Lage und Ausdehnung des sensiblen Rindenfeldes auf der Konvexität des Affengroßhirns wieder. Die punktierten Linien zeigen die Grenzen zwischen den drei Unterabteilungen dieses Feldes. Die gestrichelte Linie gibt nach vorn und unten die Grenze des elektrisch reizbaren Rindengebietes wieder. Zwischen Arm- und Beingebiet liegt wahrscheinlich als schmale Zone das sensible Rumpfgebiet.

funktioneller Auswirkungen. Der Umstand, daß der Nachweis individueller Besonderheiten in der Ausdehnung und vor allem in der Struktur einzelner Rindenfelder geglückt ist, bestärkt uns ganz besonders in der Meinung, daß das, was wir unter dem Mikroskop an architektonischen Eigenarten der einzelnen, übrigens zumeist auch im Reizversuch als funktionelle Einheiten festgestellten Rindenfelder erkennen, dafür spricht, daß die gesamte Großhirnrinde als eine Zusammenfassung von funktionellen Einheiten aufgefaßt werden darf. Sie besteht aus Teilorganen, von denen jedes eine bestimmte Stellung im Gesamtgeschehen einnimmt. Hat uns schon die Betrachtung der Reflexvorgänge gelehrt, daß ein bestimmter Erregungsvorgang sich weit über jene Anteile des Zentralnervensystems auswirkt, von denen aus sichtbare Vorgänge zur Auslösung kommen, so dürfen wir mit Bestimmtheit annehmen, daß, obwohl wir im Großhirn zahlreiche funktionelle Sondergebiete vor uns haben, dennoch stets mehrere davon gemeinsam in

[1]) Vgl. u. a. *E. G. van't Hoog:* J. of nerv. a. ment. diseases. **51**. 313 (1920). — *E. Frankhauser:* Schweizer med. Wochenschr. **50**. 767 (1920).

Tätigkeit sind. Genau ebenso, wie das einzelne Gewebe bzw. der einzelne Zellverband im Anschluß an eine immer weiter getriebene Arbeitsteilung neben gemeinsamen Grundfunktionen des Stoffwechsels spezifische Aufgaben zu erfüllen hat, die jedoch nur im Rahmen des gesamten Geschehens im Organismus voll zur Auswirkung kommen, haben wir im Zentralnervensystem ganz allgemein eine heute noch in Entwicklung begriffene und fortschreitende Spezialisierung vor uns, wobei jedem Anteil besondere Funktionen zufallen, die jedoch nur dann zur vollendeten Durchführung und Wirkung kommen, wenn eine Zusammenarbeit mit anderen Gebieten möglich ist. Wir haben oft betont, daß die Forschung, um in verwickelte Vorgänge im Organismus Einblick zu erlangen, gezwungen ist, den Weg der Analyse zu ergreifen. Sie versucht, die Komplexfunktionen in ihre Anteile zu zerlegen. Sind diese bekanntgeworden, dann folgt die Synthese. Sie bildet den vornehmsten Teil der gesamten biologischen Forschung. Sie wird vielfach über der Freude am mühsam errungenen Einzelbefund nicht genügend beachtet. So kommt es, daß oft zwischen den Ergebnissen der experimentellen Forschung und den Befunden, die an Gesamtfunktionen von Organismen und auch einzelnen Gewebsarten erhoben werden, Lücken klaffen, die uns den Wert der Einzelforschung nicht ohne weiteres erkennen lassen. So ist es gewiß von der allergrößten Bedeutung, zu wissen, daß Adrenalin und Insulin im gesamten Stoffwechsel und insbesondere in dem Umsatz der Kohlenhydrate eine grundlegende Bedeutung haben. Wir können jedoch mit dieser Feststellung allein nicht sehr viel anfangen. Erst dann, wenn wir alles Geschehen, das mit dem Zuckerstoffwechsel zusammenhängt, vor unseren Augen erstehen sehen und erfahren, an welchen Stellen die erwähnten Inkretstoffe ihre Wirkung entfalten, erkennen wir ihre Bedeutung in allen ihren Auswirkungen im ganzen Umfange. Wir sehen den Abbau der Polysaccharide im Darmkanal sich vollziehen, den aufgenommenen Traubenzucker der Leber zuströmen. Wir erinnern uns seines Abbaus in Muskelzellen u. s. w. Wir wissen ferner, daß die Abgabe jener Inkretstoffe auf das feinste geregelt ist und ihre Wirkung von bestimmten Bedingungen abhängt. Eine Summe von Assoziationen ist mit den Bezeichnungen Adrenalin und Insulin verknüpft! An Stelle des Einzelbefundes ihrer Darstellung aus bestimmten Zellarten tritt ein ganzer Komplex von Vorstellungen über ihre Auswirkungen im gesamten Organismus. Oder betrachten wir Reflexvorgänge! Wir lassen manche von ihnen unter Bedingungen entstehen, wie sie unter gewöhnlichen Verhältnissen nie anzutreffen sind. Aus diesem Grunde blieben die sog. Sehnen-, Periost- u. s. w. Reflexe (Eigenreflexe) in ihrer Bedeutung bis in die neueste Zeit hinein unaufgeklärt. Erst als man begann, sie von einem einheitlichen Gesichtspunkt aufzufassen und zu erforschen, entdeckte man ihre wichtige Funktion (vgl. hierzu S. 444). Betrachten wir das mit den so mannigfaltigen Reflexvorgängen verknüpfte Geschehen, dann ersteht vor unseren Augen ein kompliziertes System von Beziehungen zwischen Einrichtungen, die durch bestimmte Reize in einen Zustand übergeführt werden, den wir den erregten nennen, und solchen, die im Anschluß

an den fortgeleiteten Erregungsvorgang zu bestimmten Funktionen veranlaßt werden. Wir erkennen in dem einzelnen Reflexsystem eine Einheit. Wir betrachten zunächst die Sinneszellen und ihre Funktionen für sich, suchen den Zustand der Erregung klarzulegen, beschäftigen uns mit dem Vorgang der Erregungsleitung, fragen uns, was für Vorgänge der Übermittlung des Erregungsvorganges zugrunde liegen, verfolgen, was wir an besonderen Vorgängen während des Überganges des erregten Zustandes von einem „Neuron" auf ein anderes erkennen können, und schließlich folgen wir der Erregung bis zum Eintreffen am Erfolgsorgan — Drüsenzellen, Muskelfasern. Die Unsumme von Einzelarbeit, die geleistet worden ist, um tiefer in das ganze Geschehen beim Vorgang des Reflexes einzudringen, wird erst in dem Augenblicke im ganzen Umfange fruchtbar, in dem wir uns von den Teilvorgängen loslösen und einerseits das ganze System, das bei diesem in Tätigkeit versetzt wird, als Einheit betrachten, und andererseits die Gesamtfunktion in ihren Auswirkungen und ihrer Bedeutung erfassen. Aber auch dann sind wir noch weit von einer klaren Vorstellung des Einflusses des einzelnen Reflexvorganges auf das gesamte Geschehen im Organismus entfernt, macht sich doch jeder einzelne davon in mannigfaltiger Weise weit über den Rahmen jenes Systemes hinaus geltend, das wir als Reflexbogen abzugrenzen uns bemühen. Der einzelne Reflexvorgang hat in seinem Ablauf bestimmte Bedingungen zur Voraussetzung, und er schafft selbst wieder solche für anderes Reflexgeschehen. Kein Muskel kann seinen Spannungszustand ändern, ohne daß sofort tiefgehende Beeinflussungen im Anschluß an Reize seiner eigenen Sinneszellen zur Auswirkung kommen, die sich zum Teil in ihm selbst geltend machen. So strömen fortgesetzt von der Peripherie her Erregungen nach zentralen Anteilen des Nervensytems und anschließend werden fortlaufend solche wieder nach jener zu den Erfolgszellsystemen vermittelt.

Von den gleichen Gesichtspunkten müssen wir ausgehen, wenn wir die Bedeutung des Bestrebens, die einzelnen Gebiete des gesamten zentralen Nervensystems in immer weitgehenderer Weise in Funktionseinheiten aufzuteilen, voll würdigen wollen. Wir streben eine immer feinere Differenzierung an und erhoffen für die Zukunft, daß der rein morphologischen und funktionellen Forschung dereinst das Studium der feineren chemischen und physikalisch-chemischen Struktur der Einzelgebiete eine weitere Festigung geben wird. Es besteht darüber kein Zweifel, daß den funktionellen Besonderheiten der einzelnen Rindenfelder und sonstigen Zentren (subkortikale Gebiete) Stoffwechselvorgänge besonderer Art entsprechen. Gewiß hat das Nervengewebe grundlegende Vorgänge des Stoffwechselgeschehens mit allen übrigen Geweben des Organismus gemeinsam, darüber hinaus müssen jedoch besondere Geschehnisse in feinster Weise ausgebildet sein. Es ergibt sich ganz von selbst die Frage, wie der Stoffwechsel im einzelnen geregelt wird. Wir denken dabei insbesondere an Einflüsse von seiten der Inkretionsorgane[1]) und erinnern uns, wie außer-

[1]) Vgl. hierzu Beobachtungen von *H. Renauld Capart* (Arch. internat. de physiol. **15**. 235, 411 [1920]; **16**. 21, 119 [1921]), aus denen hervorzugehen scheint,

ordentlich tiefgehend sich das Ausbleiben bestimmter Funktionen von solchen auf Leistungen des Zentralnervensystems auswirkt. Es sei als besonders auffallendes Geschehen auf den Einfluß des Ausfalls von Schilddrüsenfunktionen auf bestimmte Funktionen des Großhirns hingewiesen. Ferner sei daran erinnert, daß Hypophysenanteile ihr Inkret der Zerebrospinalflüssigkeit übergeben. Es besteht durchaus die Möglichkeit, daß die einzelnen Funktionseinheiten der Großhirnrinde und ferner ganz allgemein jene Gebiete, die wir Zentren nennen, Endokrete hervorbringen, die an Ort und Stelle Bedingungen für ein bestimmtes Geschehen schaffen. Diese Andeutungen sollen nur dartun, daß noch sehr weite Lücken in unseren Kenntnissen über Wechselbeziehungen mannigfachster Art innerhalb des Nervensystems und darüber hinaus zu anderen Gewebsarten und insbesondere auch zu den Inkretionsorganen bestehen.

Die Aufsuchung von möglichst scharf abgrenzbaren Einzelorganen innerhalb des gesamten Zentralnervensystems bedeutet nicht einen Abschluß der Erforschung seiner Funktionen, vielmehr wird von der errungenen Erkenntnis aus mit um so größerer Klarheit nach Beziehungen zwischen den einzelnen Gebieten gesucht werden können. Wir wissen, daß nicht das Einzelorgan für sich allein seine Aufgaben innerhalb des Organismus erfüllt, vielmehr wird, wie schon betont, gegenüber den Reflexvorgängen, die wir bis jetzt kennengelernt haben, in noch außerordentlich stark vergrößertem Ausmaße die Erregung jedes einzelnen Teilsystems sich auf weite Gebiete auswirken. Wir haben genugsam betont, daß die Großhirnrinde von mannigfachen Seiten her Erregungen empfängt und solche nach vielen Richtungen weitergibt. Es sei an die gesamten Beziehungen der mannigfaltigen Sinneszellen zu bestimmten Teilorganen der Großhirnrinde erinnert; ferner an jene zu subkortikalen Gebieten, insbesondere zum Thalamus, und zu zahlreichen Anteilen des striären Systems (vgl. hierzu Vorlesung 3). Ferner haben wir erfahren, daß das Kleinhirn Beziehungen zur Großhirnrinde unterhält. Teils handelt es sich um afferente, teils um efferente Bahnen. Von diesen Gesichtspunkten aus verstehen wir, daß einerseits bei bestimmten Leistungen des Zentralnervensystems bestimmte Anteile davon die Führung haben, andererseits jedoch zugleich zahlreiche andere Gebiete beteiligt sind. Ferner wird verständlich, daß der Ausfall des einen oder anderen Einzelorganes sich tiefgehend auswirken kann, weil Beziehungen zu vielen anderen Funktionseinheiten unterbrochen sind. Wir verstehen aber auch, daß die Möglichkeit eines Ausgleichs besteht, indem unter Umständen neue Beziehungen geknüpft werden können. So haben sowohl diejenigen Forscher recht, die sich dagegen auflehnen, im Zentralnervensystem und insbesondere im Großhirn ein isoliertes, auf bestimmte Funktionseinheiten beschränktes Geschehen anzuerkennen, vielmehr der Meinung sind, daß bei „geistigen" Leistungen das gesamte Organ oder doch große Anteile davon sich auswirken, als auch diejenigen, die den „führenden"

---

daß die Leber Stoffe bildet und an das Blut abgibt, die für die Funktionen des Zentralnervensystems unentbehrlich sind. Diese interessanten Untersuchungen bedürfen dringend der Wiederholung und des Ausbaues.

Vorgang auf eine bestimmte funktionelle Einheit zu lokalisieren bestrebt sind. Wie so oft in der Erforschung biologischer Vorgänge erweist sich das Ringen um Erkenntnis, begleitet von fast leidenschaftlicher Kritik unter Wahrung eines bestimmten, sehr oft einseitigen Standpunktes, als durchaus fruchtbar. Es treibt die Forschung weiter und spornt den einzelnen Forscher an, immer eindeutigere Beweise für seine Ansichten beizubringen. Schließlich wird der Ausblick auf das mühsam erkämpfte neue Gebiet der Erkenntnis immer freier, und man erkennt, daß die vermuteten Widersprüche, um die so eifrig gekämpft worden ist, gar nicht vorhanden sind. Man kann den Beginn der Erforschung bestimmter Leistungen des Organismus mit dem Versuch vergleichen, in dunkler Nacht mittels einer Blendlaterne das Aussehen einer unbekannten Landschaft zu ergründen. Es wird aus den empfangenen Teileindrücken ein Bild geformt, das mit dem wirklichen Aussehen der Landschaft eine nur sehr geringe Ähnlichkeit haben wird[1]). Haben wir jedoch einen größeren Teil des gesamten Geländes scharf erkannt, dann werden wir in der Vorstellung der Beschaffenheit der anschließenden Landschaft kaum grundlegenden Irrtümern verfallen. In vieler Beziehung sind wir freilich in der Erkenntnis der Funktionen der einzelnen Gewebe noch sehr unsicher. Das Mosaikbild, das wir uns aus unscharf erschauten Einzelbildern zusammenstellen, ist noch verwaschen und läßt alle möglichen Deutungen zu.

Wir haben schon hervorgehoben, daß das Nervengewebe in seinen Funktionen von mancherlei Bedingungen abhängig ist. Einerseits werden diese durch bestimmte Reize geschaffen. Ohne Auslösung von Erregungsvorgängen kommt es zu keinen spezifischen Leistungen! Andererseits sind Wechselbeziehungen zu Inkretionsorganen vorhanden. Vor allem bestehen solche, wie bei allen Geweben zum Blut und zur Lymphe. Wir haben wiederholt hervorgehoben, daß insbesondere die Nervenzellen in ihren Funktionen ganz wesentlich auf eine ausreichende Sauerstoffzufuhr und ganz allgemein eine geregelte Versorgung mit Nahrungsstoffen und Wegnahme von Stoffwechselprodukten angewiesen sind. Der Umstand, daß sowohl das Rückenmark als auch das Gehirn in einen von Knochen gebildeten Raum, der nach abgeschlossenem Wachstum ein gegebener bleibt, eingeschlossen sind, bedingt mancherlei Besonderheiten in der Versorgung der genannten Organe mit Blut und Lymphe. Sie seien kurz gestreift[2]). Zunächst sei in aller Kürze daran erinnert, daß das Zentralnervensystem von drei Häuten umgeben ist, die zwischen sich Räume einschließen. Diese sind mit Flüssigkeit erfüllt. Von außen nach innen vorrückend, stoßen wir zunächst auf die Dura mater[3]). Betrachten wir ihr Verhalten insbesondere in der Schädelhöhle. Sie ist in ihrer

---

[1]) Vgl. hierzu *J. P. Pawlow:* Die höchste Nerventätigkeit (das Verhalten) von Tieren. l. c. Zitat [1]), S. 495. — [2]) Vgl. hierzu die Lehrbücher der Anatomie. Besonders verwiesen sei auf *H. K. Corning:* Lehrbuch der topographischen Anatomie. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1907. — *A. Knoblauch* in Die allgemeine Chirurgie der Gehirnkrankheiten (redig. von *F. Krause*). 1. Teil. S. 19ff. Ferd. Enke, Stuttgart 1914. — [3]) Vgl. hierzu u. a. *H. Bluntschli:* Arch. f. Entwicklungsmech. **106**. 303 (1925).

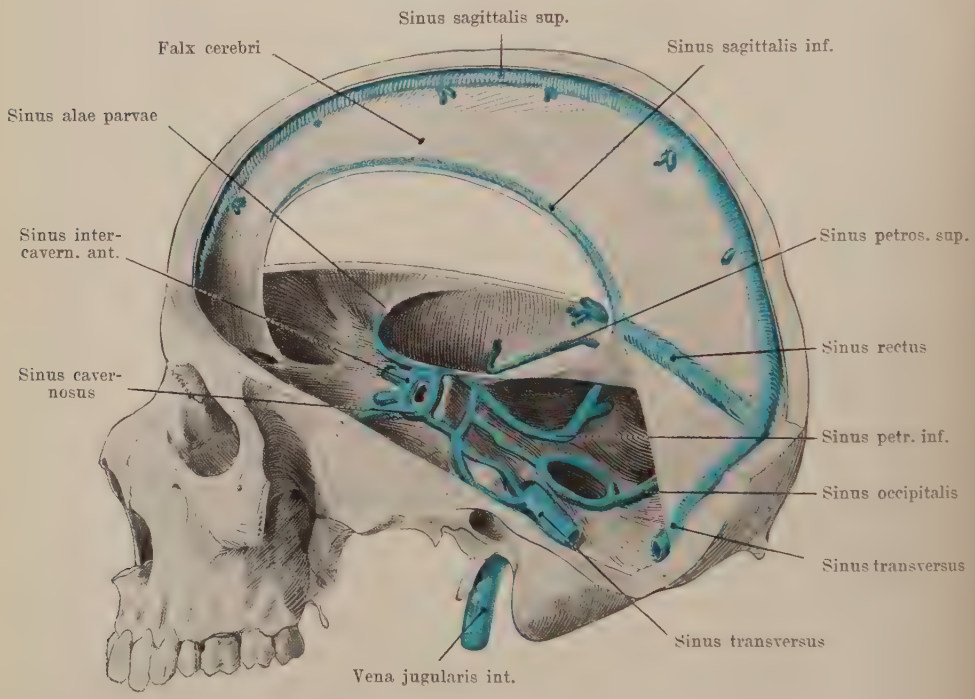
primären Funktion als Periost der Schädelknochen aufzufassen. Ihre Bedeutung ist dadurch wesentlich erweitert, daß sie Beziehungen zum Gehirn aufnimmt. Die Dura mater cerebralis gibt mächtige, derbe Blätter ab, die zwischen die einzelnen Gehirnabschnitte eingeschoben sind. Das Gehirn erhält so durch die harte Hirnhaut einerseits einen Schutz, und zugleich wird es in seinen Anteilen gestützt. Außerdem dienen die genannten Blätter zur Übermittlung von Blutgefäßen. Sie verlaufen in ihnen. Besonders mächtige Gebilde der Dura stellen die zwischen die beiden Großhirnhemisphären eingeschobene Falx cerebri (vgl. Abb. 181, S. 534) und das Tentorium cerebelli dar. Auf dem letzteren ruhen die Hinterhauptslappen, wodurch die Kleinhirnhemisphären vor deren Last bewahrt werden. Hervorgehoben sei noch, daß die Dura mater in die Nervenscheiden der einzelnen Hirnnerven übergeht und sie in den Kanälen, durch die sie die Schädelhöhle verlassen, befestigt. Eine Ausnahme hiervon macht der Bulbus olfactorius. Weiterhin ist noch bemerkenswert, daß die Hypophyse außerhalb des Duralsackes liegt. Das die Verbindung mit ihr herstellende Infundibulum durchbricht die über die Sattelgrube hinweggespannte Brücke der Dura — genannt Diaphragma sellae turcicae.

Die Dura mater cerebralis besteht aus zwei, vielfach innig miteinander verwachsenen Blättern. Das eine, den Schädelknochen zugewandte Blatt weist ein umfangreiches arterielles Gefäßnetz auf. Es dient ihrer Ernährung und hat alle Eigenschaften des Periostes (Vermögen der Knochenbildung!). Die genannten Blutgefäße werden von den Arteriae meningeae (anterior, media und posterior) aus mit Blut versorgt. Das innere Blatt ist glatt und ist der Gehirnoberfläche zugewandt. Zwischen beiden Blättern befinden sich untereinander in Verbindung stehende Hohlräume, genannt Sinus durae matris. In ihnen sammelt sich Blut, das den Schädelknochen, den Hirnhäuten und dem Gehirn entstammt. Die erwähnten Hohlräume stellen drei Hauptblutbahnen dar. Alle haben ihr Gefälle nach dem Foramen jugulare zu, durch das der Abfluß des Blutes aus der Schädelhöhle in den erweiterten Anteil der Vena jugularis — genannt Bulbus venae jugularis — erfolgt. Von den drei erwähnten Hauptblutbahnen verläuft die eine — Sinus sagittalis superior genannt — in der Medianlinie über der Konvexität des Gehirnes von vorn nach hinten. Wichtig ist, daß der genannte Sinus mit den Venen der Nasenhöhle in Beziehung steht. Eine weitere Hauptblutbahn verläuft im Innern des Gehirns. Es ist dies der Sinus rectus. Er geht aus der Vereinigung des Sinus sagittalis inferior mit der Vena magna Galeni hervor. Sinus sagittalis superior und Sinus rectus vereinigen sich auf der Prominentia occipitalis interna in einer weiten Ausbuchtung — Confluens sinuum. Von ihr aus zieht nach beiden Seiten der Sinus transversus zum Foramen jugulare.

Der untere Hauptblutweg liegt der Schädelbasis auf. Er geht aus dem feinen, am hinteren Rand der kleinen Keilbeinflügel verlaufenden Sinus alae parvae hervor und erweitert sich zu beiden Seiten der Sella turcica zu dem mächtigen Sinus cavernosus. Beide Sinus sind durch Anastomosen, die vor und hinter der Hypophyse verlaufen, miteinander verbunden (Sinus circularis Ridleyi).

Aus dem Sinus cavernosus strömt das Blut durch den Sinus petrosus inferior und superior zur Vena jugularis ab. Der Sinus cavernosus wird von mehreren Gebilden durchsetzt — Nervus abducens und Arteria carotis interna. Außerdem ist sein Innenraum von zahlreichen ein Maschenwerk bildenden Bälkchen durchzogen. Weitere Einzelheiten sind in den Abb. 181[1]) und 182[2]) dargestellt.

Abb. 181.

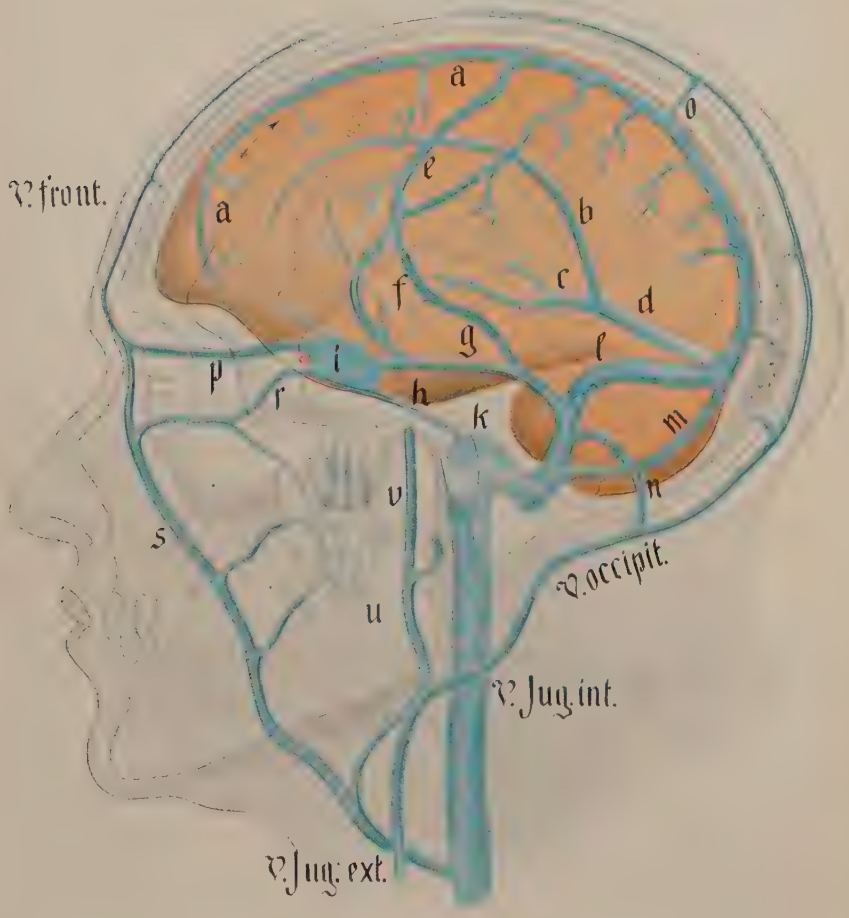


Unter der Dura liegen die weichen Hirnhäute, nämlich die Arachnoidea und die Pia mater. Vgl. hierzu Abb. 183[3]), S. 536. Beide sind unter sich durch zahlreiche bindegewebige Züge und Balken verknüpft. Sämtliche Hirnhäute setzen sich in den Wirbelkanal fort und erfüllen dort gleiche Funktionen, wie innerhalb der Schädelhöhle. Die Arachnoidea ist gefäßarm. Sie überzieht das Gehirn, ohne in seine Furchen und Spalten einzudringen. Zwischen ihr und der Dura befindet sich ein mit Lymphe gefüllter Spalt — Spatium

[1]) Entnommen: *H. K. Corning:* Lehrbuch der topographischen Anatomie. S. 22. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1907. — [2]) Entnommen: *G. Anton* u. *F. G. v. Bramann:* Behandlung der angeborenen und erworbenen Gehirnkrankheiten mit Hilfe des Balkenstiches. S. Karger, Berlin 1913. — [3]) Entnommen: *Emil Villiger:* Gehirn und Rückenmark. 9.—10. Aufl. Wilhelm Engelmann, Leipzig 1922.

subdurale genannt. Er setzt sich am Foramen occipitale magnum in das weite, sackartige, entsprechende Spatium des Wirbelkanales fort. Vergleiche die Anordnung der einzelnen Rückenmarkshäute

Abb. 182.

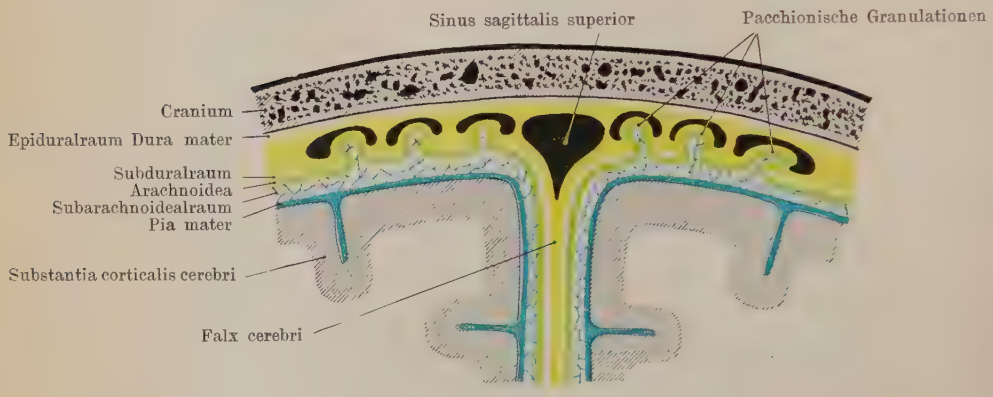


in Abb. 184[1]), S. 537. Der Subduralraum steht mit den Lymphgefäßen der Gehirn- und Rückenmarksnerven an ihren Austrittsstellen aus der Schädelhöhle bzw. dem Wirbelkanal in Beziehung. Längs des Nervus opticus setzt sich die Duralscheide und mit ihr das Spatium

[1]) Entnommen: *Emil Villiger:* Gehirn und Rückenmark. 8.—10. Aufl., S. 99. Wilhelm Engelmann, Leipzig 1922.

subdurale bis zum Bulbus fort. Die sehr gefäßreiche Pia senkt sich im Gegensatz zur Arachnoidea überall zwischen die Gehirnwindungen ein. Von ihr aus dringen feinste Blutgefäße in die Hirnrinde und in die oberflächlichen Schichten der Marksubstanz ein[1]) (vgl. hierzu Abb. 185)[2]). Sie nimmt ferner auch von jenen Anteilen des Gehirnes stammende Gefäße auf. Aus der gegebenen Schilderung des Verhaltens der Arachnoidea und der Pia ergibt sich ohne weiteres, daß beide nur auf der Gehirnoberfläche eng zusammenliegen, im übrigen

Abb. 183.

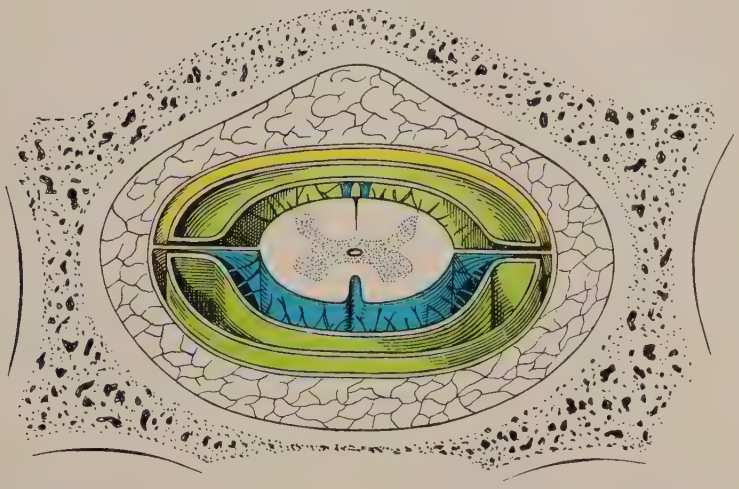


Hirnhäute. Schematische Darstellung.

entfernen sie sich mehr oder weniger weit auseinander. Dadurch kommt es zur Bildung von Räumen (Spatium subarachnoidale[3]). Sie sind von einer Flüssigkeit erfüllt, die die Bezeichnung Zerebrospinalflüssigkeit erhalten hat[4]). Es besteht keine Verbindung zwischen dem subduralen und dem subarachnoidalen Lymphraum. An mehreren Stellen, so an der Gehirnbasis, weitet sich der letztere zu größeren Höhlungen, Zisternen genannt, aus. Die Ausbildung solcher Räume beginnt an der Unterfläche des Gehirnes in der Gegend des Chiasmas und reicht bis zum Hinterhauptsloch. Sie haben je nach ihrer Lage besondere Namen erhalten. Die größte Zisterne stellt die Cisterna cerebello-medullaris dar. Sie liegt unter dem vom verlängerten Mark zum Kleinhirn hinziehenden Arachnoidealblatt. Eine weitere Zisterne — die Cisterna fossae Sylvii — nimmt die gleichnamige Spalte ein. Zwischen der oberen Fläche des verlängerten Markes und dem Kleinhirn liegt die

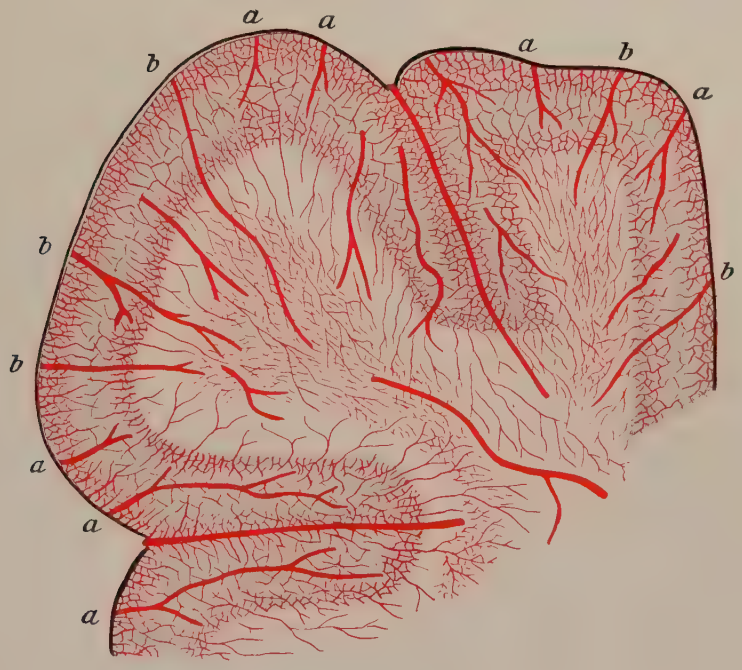
[1]) Vgl. hierzu u. a. *H. Florey:* J. of physiol. **59**. LXXXIII (1925); Brain. **48**. 43 (1925). — [2]) Entnommen: *A. Knoblauch* in Die allgemeine Chirurgie der Gehirnkrankheiten (redig. v. *F. Krause*). S. 73. Ferd. Enke, Stuttgart 1914. — [3]) Sprachlich richtiger wäre die von *J. Schaffer* (Ergebnisse d. Anat. u. Entw.-Gesch. **23**. 501 [1921]) vorgeschlagene Bezeichnung „Spatium hyparachnoidale". — [4]) Vgl. hierzu *Magendie:* Handbuch der Physiologie. 3. Aufl., übersetzt von *Heusinger*. **1**. 14, 161 (1834); Recherches sur le liquide céphalo-rachidien. Paris 1842.

Abb. 184.



Rückenmarkshäute. Schematische Darstellung. Dura gelb, Arachnoidea grün und Pia (Ligamentum denticulatum) blau.

Abb. 185.



Arterien der Rinde und des Hemisphärenmarkes. *a* Arterien der Rinde, *b* Arterien des Markes.

Cisterna magna. An sie schließt sich der Subarachnoidealraum des Wirbelkanales an. Sie steht ferner mittels des Foramen Magendii mit dem IV. Hirnventrikel in Verbindung[1]) und durch dessen Vermittlung und durch den Aquaeductus Sylvii mit dem III. Ventrikel. Endlich besteht durch das Foramen Monroi eine Beziehung zu den Seitenventrikeln. Eine weitere Verbindung zwischen Innenraum des Gehirns und dem Subarachnoidealraum wird durch eine schlitzförmige Öffnung an der Fissura hippocampi des Unterhornes der Seitenventrikel hergestellt. Wir erkennen aus dieser Darlegung, daß das Großhirn nicht nur von außen, sondern auch von innen an Zerebrospinalflüssigkeit angrenzt. Innerhalb des Subarachnoidealraumes verlaufen die großen Arterienstämme.

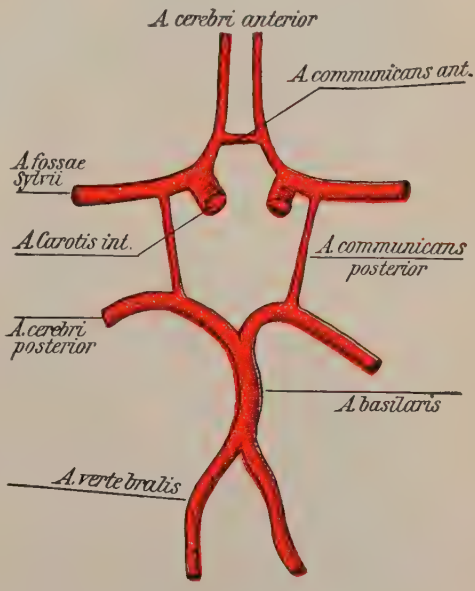
Bevor wir uns weiter mit der Zerebrospinalflüssigkeit beschäftigen, wollen wir uns noch die Frage nach den Vorrichtungen vorlegen, die für die Versorgung des Zentralnervensystems und insbesondere des Gehirns mit Blut getroffen sind. Sie interessieren uns nicht nur vom Standpunkte der Gewährleistung einer ausreichenden Blutversorgung, sondern auch deshalb, weil wir uns die Frage vorlegen müssen, welchen Einfluß die wechselnde Füllung der innerhalb der Schädelhöhle befindlichen Blutgefäße auf ihren übrigen Inhalt ausübt. Bei jeder Systole der Herzventrikel strömt durch die zugehörigen Arterien eine neue Blutmenge nach dem Inhalt der Schädelhöhle. Es kommt somit zu rhythmischen Druckzu- und -abnahmen innerhalb des Blutgefäßsystems. Neben diesen sog. pulsatorischen Blutdruckschwankungen, die wir seinerzeit eingehend kennengelernt haben[2]), bedingt auch noch die Atmung solche[3]). Nun haben wir innerhalb der Schädelhöhle, abgesehen von der Gehirnsubstanz und den Hirnhäuten eine Reihe von Flüssigkeiten, nämlich Blut — arterielles und venöses —, Lymphe und den Liquor cerebrospinalis. Der Schädel gestattet kein Ausweichen. Er stellt eine starre Kapsel dar. Eine dem zunehmenden Druck folgende Volumenabnahme des Inhaltes der Schädelhöhle durch Kompression kommt nicht in Frage, folglich müssen, da Druckschwankungen innerhalb der Schädelhöhle unter normalen Verhältnissen gewisse Grenzen nicht überschreiten, obwohl dazu Veranlassung gegeben sein kann, besondere Vorrichtungen getroffen sein. Diese möchten wir gerne kennenlernen. Betrachten wir nun zunächst die Blutzufuhr. Es sind zwei große Arterien, die Blut nach der Schädelhöhle führen. Einerseits die Arteria carotis interna und andererseits die Arteria vertebralis. Die erstere tritt durch den Sulcus caroticus in die mittlere Schädelgrube ein, während die letztere die Schädelhöhle durch das Foramen occipitale magnum betritt.

Die Arteria carotis zieht, wie wir schon S. 534 erfahren haben, durch den Sinus cavernosus. Sie beschreibt dabei eine S-förmige Biegung und durchbricht in ihrer letzten Wendung die Dura mater und erreicht damit den Duralraum. Von der Konvexität der letzten Biegung entspringt die Arteria ophthalmica. Von diesem Punkte an ist die Arteria carotis interna Hirnarterie. Sie teilt sich in zwei Äste,

[1]) Vgl. über die Hirnhauträume des Kleinhirns *J. Karlefors:* Acta otolaryngol. Suppl. **4**. 1 (1924). — [2]) Vgl. Physiologie II, S. 290. — [3]) Vgl. Physiologie II, S. 305.

nämlich die Arteria cerebri anterior bzw. Arteria corporis callosi und die Arteria fossae Sylvii (Arteria cerebri media). Die erstere versorgt den Balken[1]) und die mediale Fläche der Großhirnhemisphären, während die letztere sich im Spatium subarachnoidale der Fossa Sylvii lateralwärts wendet, um sich dann an die Insula, das Operculum und einen großen Teil des Frontal- und Parietalhirns zu verzweigen. Die beidseitigen Arteriae corporis callosi stehen durch die Arteria communicans anterior miteinander in Verbindung. Die beiden Vertebralarterien vereinigen sich sofort nach ihrem Eintritt in die Schädelhöhle zu einem einzigen Gefäß, genannt Arteria basilaris. Diese verläuft an der unteren Fläche der Brücke über den Clivus der hinteren Schädelgrube nach vorne. Dabei durchsetzt sie die Cisterna magna. An der vorderen Grenze der Brücke zerfällt die Arteria basilaris wieder in zwei Anteile, nämlich die beiden Arteriae cerebri posteriores bzw. profundae cerebri. Sie verzweigen sich an der Unter- bzw. Medianfläche des Schläfen- und Hinterhauptslappens[2]).

Abb. 186.



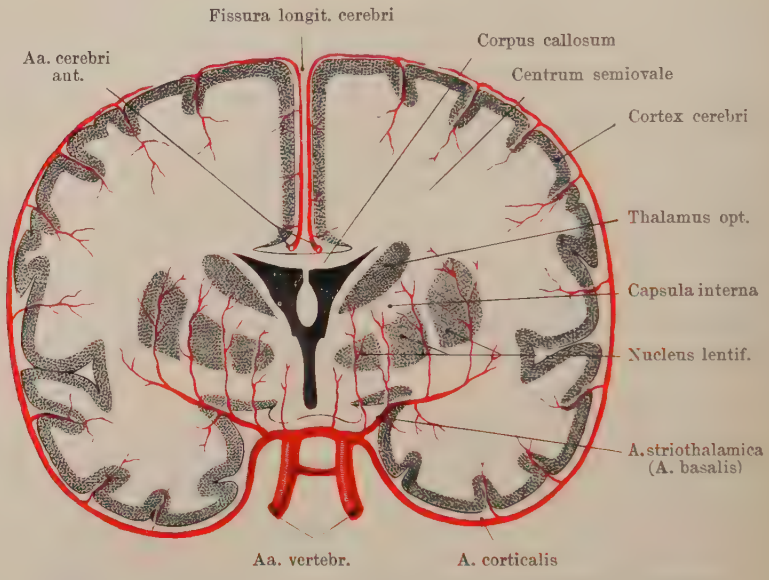
Circulus arteriosus Willisii.

Von der Arteria cerebri posterior geht eine Anastomose zur Arteria fossae Sylvii, wodurch die beiden Gefäßgebiete Arteria carotis und Arteria vertebralis in Beziehung zueinander gebracht werden. Man nennt jenes Verbindungsgefäß Arteria communicans posterior. Nun haben wir bereits eine Verbindung der beidseitigen Arteriae cerebri anteriores kennengelernt. Es entsteht so ein Arterienring, wie aus Abb. 186[3]) hervorgeht. Er ist Circulus arteriosus Willisii genannt worden. Diese Einrichtung fesselt unser Interesse in hohem Maße. Ihre Bedeutung liegt ohne Zweifel in der Verhinderung einer stärkeren Auswirkung von Stromschwankungen in den einzelnen Teilgebieten des Systems. Ferner sichert sie auch dann noch eine ausreichende Blutversorgung, wenn einer von den Hauptstämmen stillgelegt

[1]) Vgl. hierzu *M. Goldstein:* Arch. f. d. ges. Neurol. u. Psych. **26**. 361 (1914). Hier finden sich weitere Literaturangaben. — *G. Mingazzini:* Der Balken. 101 ff. J. Springer, Berlin 1922. — [2]) Weitere Einzelheiten über die Blutversorgung einzelner Gehirnteile siehe u. a. bei *Duret:* Arch. de physiol. **5**. 97 (1873); **2**. I. 60, 664, 919 (1874); L'encéphale. **1**. 7 (1910). — *Ch. Foix* u. *P. Hillemand:* C. r. de la soc. de biol. **92**. 52, 608 (1925). — [3]) Entnommen: *Knoblauch:* l. c. S. 72. Zitat [2]), S. 536.

ist. Eine weitere Schutzvorrichtung, die offenbar dazu dient, die schon erwähnten pulsatorischen Druckschwankungen herabzumindern, stellt der eigenartige Verlauf der größeren Arterienstämme, bevor sie in das Gehirn eintreten, dar. Sie verlaufen nämlich zunächst eine mehr oder weniger lange Strecke tangential zur Hirnoberfläche im Subarachnoidealraum, von Zerebrospinalflüssigkeit umgeben, dahin, um sich dann erst zu verzweigen. In Abb. 187[1]) ist dargestellt, wie einerseits größere Gefäße den eben geschilderten Verlauf nehmen — sie versorgen vor allem die Groß- und Kleinhirnrinde[2]) und zum Teil auch das Marklager im Centrum semiovale mit Blut — und andererseits von den basalen

Abb. 187.



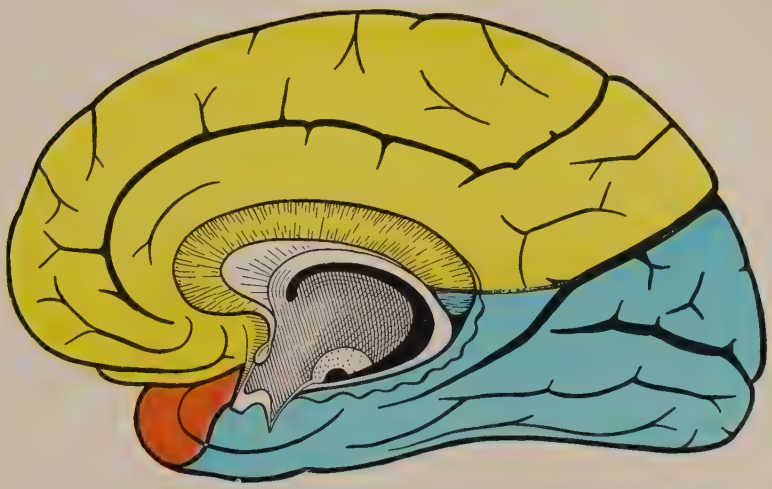
Schema der Verzweigung der Rami corticales und der Rami basales an die Großhirnhemisphären.

Hauptstämmen, dem Circulus arteriosus Willisii und dem Anfangsteil der kortikalen Stämme abgehend, zahlreiche kurze Zweige rechtwinklig in den Hirnstamm eindringen, um sich hauptsächlich in den Stammganglien, in der inneren Kapsel und im Kerngebiet am Boden des Aquädukts und des IV. Ventrikels zu verteilen. Jede Gruppe von Zweigen bildet ein besonderes Stromgebiet.

Von größter Bedeutung für die Erklärung mancher Ausfallserscheinungen, die im Anschluß an eine ein Gefäßgebiet betreffende Embolie auftreten, ist der Umstand, daß die beiden Hauptäste der Carotis interna — die Arteria cerebri anterior und die Arteria fossa Sylvii und ferner die aus der Arteria basilaris hervorgehende Arteria cerebri posterior Endarterien darstellen, d. h. diese Gefäße verfügen nur über ganz unzureichende Anastomosen. Daher gehört jeder Arterie ein

[1]) Entnommen: *H. K. Corning:* l. c. S. 34. Zitat [1]), S. 534. — [2]) Vgl. hierzu *J. Fazzari:* Riv. di patol. nerv. e ment. **29**. 425 (1924).

Abb. 188.



Kortikale Ausbreitungsgebiete der Gehirnarterien an der Medianfläche der Hemisphären. Gelb = A. cerebri anterior, braun = A. fossae Sylvii, blau = A. cerebri posterior.

Abb. 189.

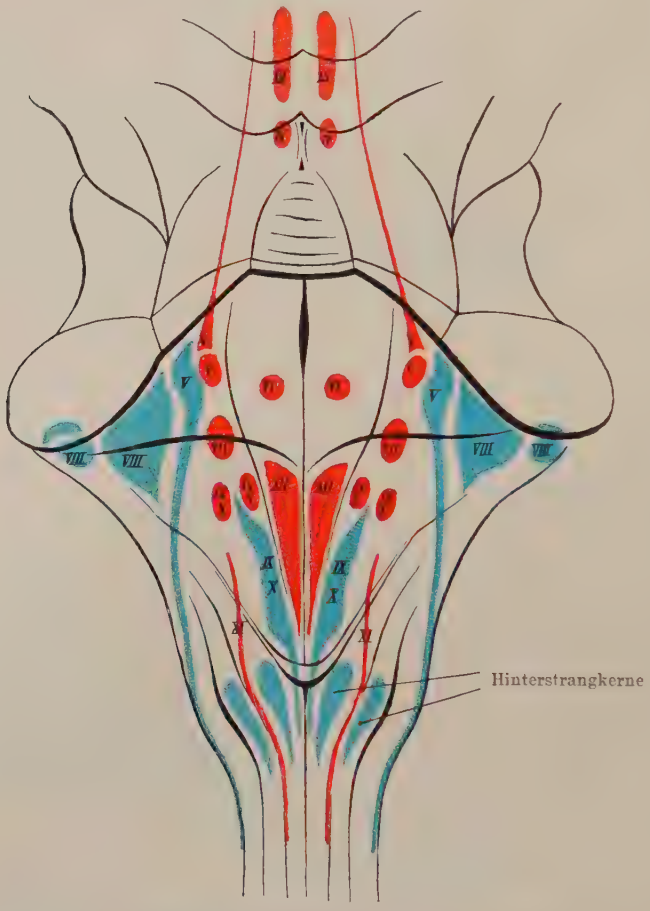
Kortikale Ausbreitungsgebiete der Gehirnarterien an der Außenfläche der Konvexität des Großhirns. Gelb = A. cerebri anterior, braun = A. fossae Sylvii, blau = A. cerebri posterior.

ziemlich scharf abgegrenztes Versorgungsgebiet zu. In den Abb. 188[1]) und 189[1]) sind die kortikalen Ausbreitungsgebiete der in Frage

[1]) Entnommen: *Knoblauch:* l. c. S. 74. Zitat [2]), S. 536.

kommenden Arterien angegeben. Hervorheben wollen wir noch, daß der Plexus chorioideus und die Tela chorioidea ihre Blutzufuhr von zwei Seiten her erhalten, nämlich von der Arteria chorioidea anterior und der Arteria chorioidea posterior. Ferner sei noch auf die außerordentlich reiche Blutversorgung der Medulla oblongata hin-

Abb. 190.



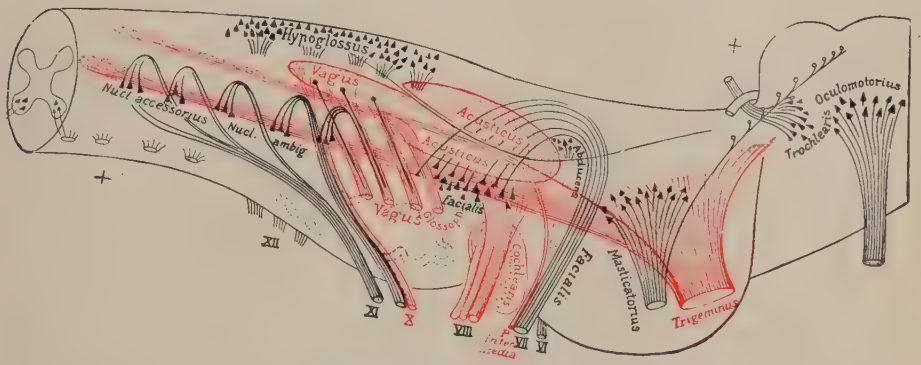
Lage der Hirnnervenkerne. Schematische Darstellung. Kerne der motorischen Hirnnerven rot. Kerne der sensiblen Hirnnerven blau.

gewiesen[1]). Sie ist, wie wir wiederholt erfahren haben, Sitz von lebenswichtigen automatischen Zentren, und ferner befinden sich in ihr, wie aus Abb. 190[2]) und 191[3]) hervorgeht, zahlreiche Kerne von Hirnnerven.

[1]) Vgl. hierzu u. a. *Ch. Foix* u. *P. Hillemand:* C. r. de la soc. de biol. **92**. 31. 35 (1925). — *Ch. Foix, Hillemand* u. *Schalit:* C. r. de la soc. de biol. **92**. 33 (1925). — [2]) Entnommen: *Emil Villiger:* l. c. S. 90. Zitat [1]), S. 535. — [3]) Entnommen: *Edinger:* Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere. 8. Aufl. Leipzig 1911.

Bietet so, in Anpassung an die besonderen Verhältnisse, unter denen sich der Inhalt der Schädelhöhle befindet, der arterielle Anteil des Kreislaufsystems Besonderheiten, so treffen wir auf solche auch

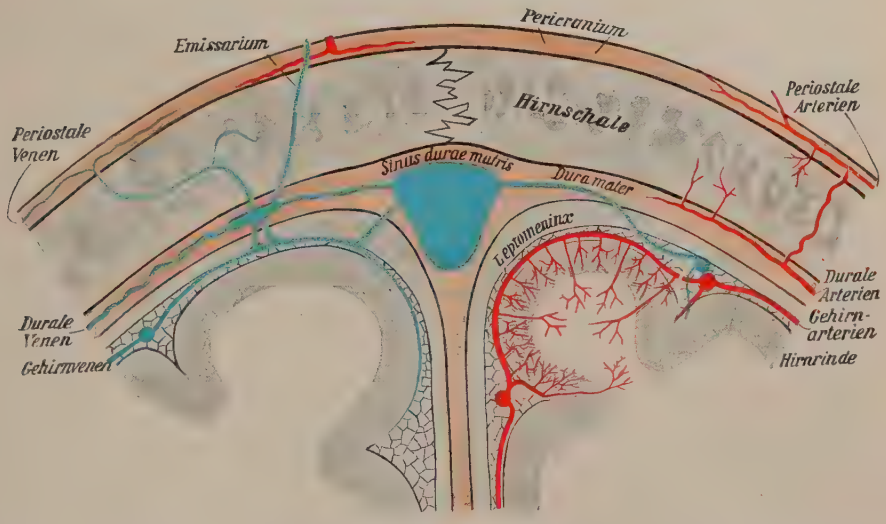
Abb. 191.



Die Lage der Hirnnervenkerne. Die Ursprungskerne der motorischen Nerven schwarz, die Endkerne der sensiblen Nerven rot.

bei der Betrachtung der Gehirnvenen. Die Venen begleiten nicht, wie das sonst der Fall ist, überall die Arterien, vielmehr finden sich zwei ganz getrennte Abflußsysteme für das venöse Blut, nämlich ein ober-

Abb. 192.



Schema des Blutlaufes in der Schädeldecke.

flächlich und ein zentral gelegenes. Die Venen der Großhirnoberfläche verlaufen entweder nach oben und münden in den Sinus longitudinalis superior oder nach unten gegen die Basis des

Gehirns. Diese letzteren münden in die Sinus durae matris der Schädelbasis. Das zweite System wird von der Vena magna Galeni gebildet. Sie geht aus den Venen des Plexus chorioidei hervor und mündet in den Sinus rectus bzw. tentorii. Die Vena magna Galeni nimmt auch die Venen der Ventrikelwandungen auf. Vgl. hierzu Abb. 182, S. 535. Aus ihr ergeben sich ohne weiteres die einzelnen Abflußwege in ihren gegenseitigen Beziehungen. Hervorgehoben sei noch, daß durch den Sinus transversus die gesamte Menge venösen Blutes aus den über dem Tentorium cerebelli befindlichen Gehirnabschnitten nach dem Bulbus venae jugularis geführt wird. Die Venen des Kleinhirns münden auch zum Teil in den Sinus transversus, zum Teil in den Sinus petrosus und occipitalis. Ein großer Teil des aus unterhalb des Tentoriums gelegenen Anteilen des Zentralnervensystems kommenden Blutes geht in die Adergeflechte der Venae vertebrales über.

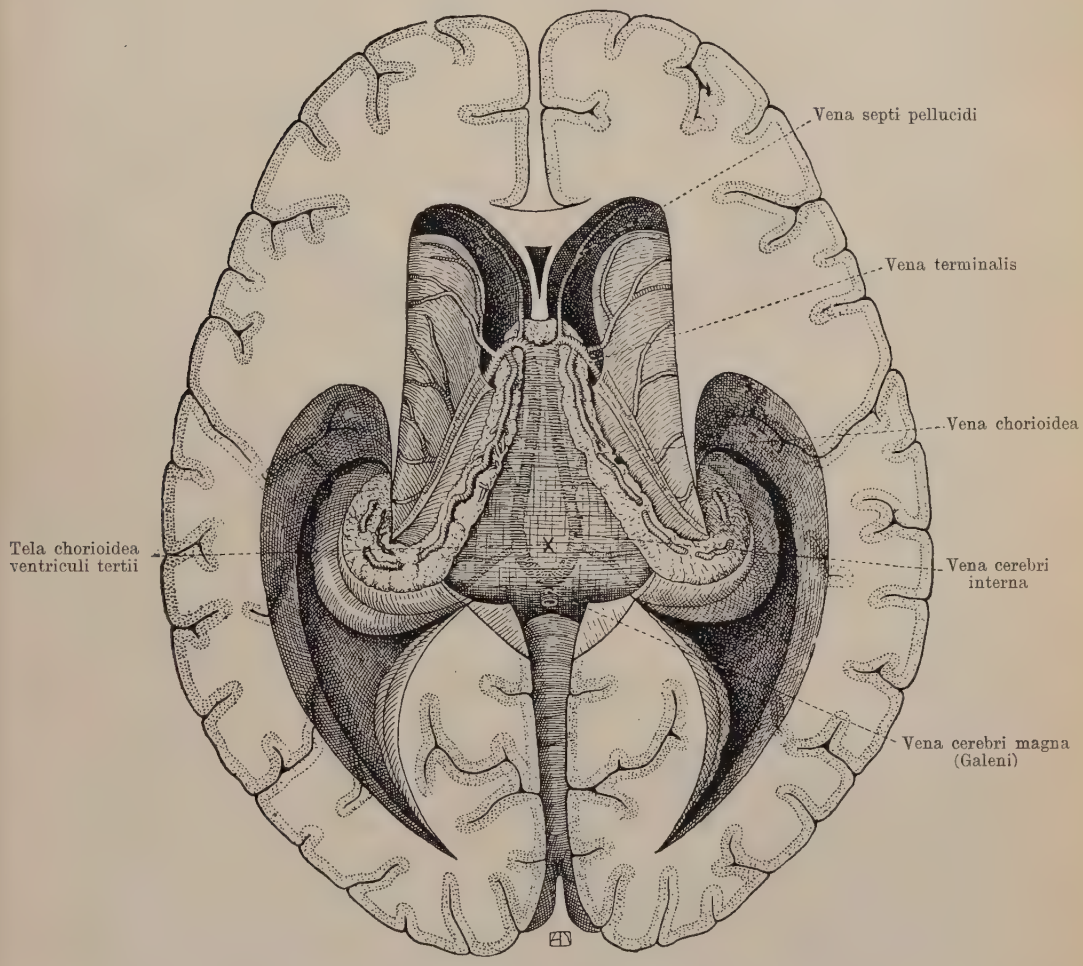
Es gibt nun noch eine Möglichkeit des Abflusses von Blut aus der Schädelhöhle. Es finden sich nämlich nicht nur ausgiebige Beziehungen zwischen dem erwähnten oberflächlichen und zentralen Venensystem, sondern es sind noch solche mit Venen der äußeren Haut vorhanden. In Abb. 192[1]), S. 543, sind diese schematisiert wiedergegeben. Hervorgehoben sei noch, daß die Venen des Gehirns keine Klappen besitzen. Ihre Wandungen sind dünn. Es fehlt die Muscularis. Außer den Arterien weisen auch die Venen eine sehr reichliche Versorgung mit Nerven auf[2]). Schließlich sei noch erwähnt, daß die Vasomotoren der Gehirngefäße eine Sonderstellung einnehmen, und zwar in dem Sinne, daß sie nicht von den Vasomotorenzentren der Medulla oblongata abhängig sind. Dieser Umstand hat lange Zeit hindurch zu der Vorstellung geführt, daß die genannten Blutgefäße ganz und gar der Innervation entbehren, bis man entdeckte, daß ihre Vasomotoren über ein eigenes Zentrum verfügen[3]). Die Nervenbahnen, welche die Weite der Gehirngefäße beeinflussen, verlaufen im Halssympathikus und zum Teil im N. vagus. Die gefäßverengenden Fasern sind im Ganglion cervicale superius unterbrochen. Die besondere Regelung des Kreislaufes des Gehirns ist gewiß sehr bedeutungsvoll, entzieht sie ihn doch manchen Einflüssen, die den übrigen Kreislauf treffen. Die weitgehende Selbständigkeit der Blutversorgung des Gehirngewebes ermöglicht ihre Anpassung an die lokalen Bedürfnisse. Die gleichmäßige Blutverteilung auf beide Hemisphären, die durch den S. 539 erwähnten Circulus arteriosus gewährleistet ist, wird weiterhin durch die gemeinsame Unterstellung aller Gefäße unter ein im Gehirn gelegenes Vasomotorenzentrum unterstützt[4]). Für das Vorhandensein eines solchen

---

[1]) Entnommen: *Hermann:* Lehrbuch der topographischen Anatomie. Leipzig 1901. — [2]) *Stöhr:* Z. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. **63**. 562 (1922); **64**. 555 (1922) — [3]) *Ernst Weber:* Der Einfluß psychischer Vorgänge auf den Körper. S. 247 ff. J. Springer, Berlin 1910. Hier ist das ganze Problem mit Angabe der Literatur erörtert. Ferner sind jene Beobachtungen angeführt, die zur Annahme eines besonderen Vasomotorenzentrums für die Gehirngefäße geführt haben. — [4]) Vgl. hierzu auch das S. 54 geschilderte Vasomotorenzentrum im Hypothalamus. Vielleicht hat es auch Beziehungen zu den Blutgefäßen des Gehirnes.

besonderer Art spricht die Tatsache, daß auch nach Zerstörung der in der Medulla oblongata vorhandenen Zentren noch nervöse Einflüsse auf die Gehirngefäße vorhanden sind. So erfolgt nach Rindenreizung noch eine gleichmäßige Beeinflussung der Gehirngefäßweite beider Hemisphären.

Abb. 193.

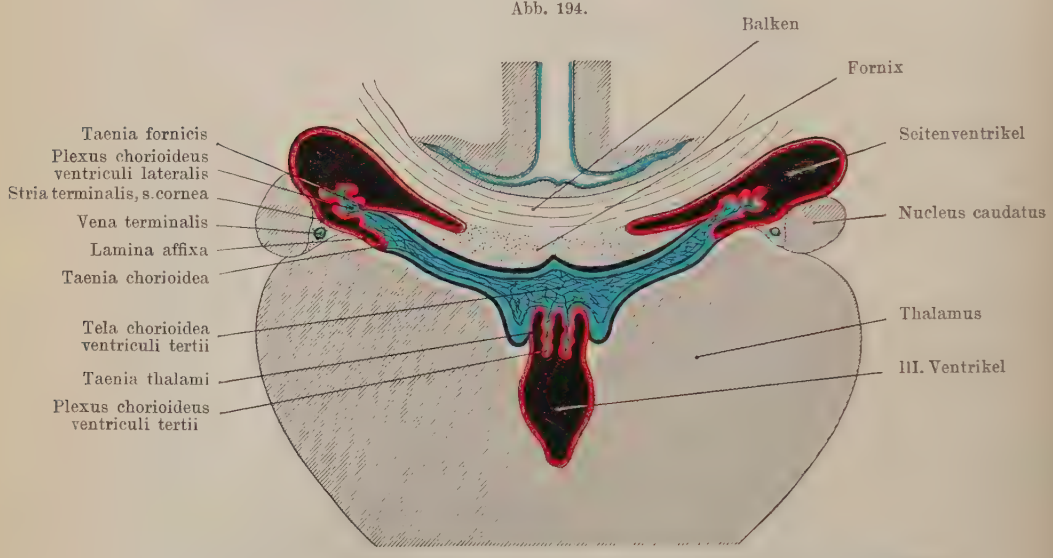


Seitenventrikel. Der Fornix ist entfernt. Tela chorioidea ventriculi tertii.

Nachdem wir nunmehr die wesentlichsten Einrichtungen des Blutkreislaufes des Gehirnes kennengelernt haben, wollen wir uns dem Liquor cerebro-spinalis zuwenden. Er fesselt unser Interesse in mannigfacher Hinsicht. Einmal interessiert uns seine Herkunft. Ferner möchten wir gerne etwas über seine Bedeutung erfahren. Als Bildungsort

werden die Plexus chorioidei angesprochen[1]). Ihre Ausbreitung zeigt Abb. 193[2]), S. 545. Sie stellen ein aus Piagewebe bestehendes Gebilde dar. Sie beginnen schon im III. Ventrikel, und zwar stehen die Gefäßgeflechte in Beziehung zur Lamina chorioidea epithelialis, die mit der über ihr gelegenen und mit ihr verschmolzenen Tela chorioidea ventriculi tertii das Dach des III. Ventrikels bildet. Vgl. hierzu Abb. 194[3]). Am Foramen Monroi gehen die erwähnten Gefäßgeflechte in die lateralen Geflechte der Seitenventrikel über. Der Plexus ist mit Ependym bekleidet.

Abb. 194.



Tela chorioidea ventriculi tertii. Schema. Pia blau, Ependym und Lamina chorioidea epithelialis über dem Plexus rot.

Der Liquor cerebrospinalis stellt ohne Zweifel kein einheitliches Produkt dar. Es finden sich, wenn auch in keinem erheblichen Ausmaße, Verschiedenheiten in seiner Zusammensetzung. Es beruht dies darauf, daß jener Flüssigkeit, die den Plexus chorioidei entstammt, noch weitere Produkte übergeben werden[4]). Einmal gibt das die Ventrikel auskleidende Ependym, das ja auch die Plexus überzieht, Stoffe ab, und dann kommen noch solche hinzu, die Lymphgefäßen des Gehirns und der Meningen entstammen. Ferner besteht die Möglichkeit, daß je nach Bedarf mancherlei Produkte aus der Zerebrospinalflüssigkeit

[1]) Vgl. hierzu u. a. *Luschka:* Die Adergeflechte des menschlichen Gehirns. Berlin 1855. — *Schläpfer:* Beitr. z. path. Anat. **7**. (Suppl.) 101 (1903). — *Yoshimura:* Arbeiten aus dem neurol. Institut von *Obersteiner*, Wien. **18**. 1 (1909). — *Ciaccio* u. *Scaglione:* Beitr. z. path. Anat. **55**. 131 (1913). — Vgl. auch *O. Fleischmann:* Zbl. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **59**. 305 (1920). — *Lewis H. Weed:* Americ. j. of anat. **32**. 253 (1923). — [2]) Entnommen: *Emil Villiger:* l. c. S. 58. Zitat [3]). — [3]) Entnommen: *Emil Villiger:* Gehirn und Rückenmark. 8.—10. Aufl. Wilh. Engelmann, Leipzig 1921. — [4]) Vgl. hierzu auch *F. K. Walter:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **90**. 161 (1926).

ins Nervengewebe übergehen und umgekehrt aus diesem und insbesondere aus Anteilen der Neuroglia[1]) in jene übertreten. Wie bei jeder Flüssigkeit, der wir im Organismus begegnen, entsteht auch beim Liquor die Frage nach der Art und Weise der Entstehung. Daß er aus dem Blute hervorgeht, ist über jeden Zweifel sichergestellt. Handelt es sich nun um ein einfaches Filtrat oder ein Ultrafiltrat u. s. w.? Die Gegenüberstellung der im Liquor cerebrospinalis und im Blutplasma enthaltenen Stoffe zeigt auf den ersten Blick, daß es sich bei seiner Bildung nicht um einen Filtrationsvorgang handeln kann, auch ein Ultrafiltrat kommt nicht in Frage[2]). Die Zusammensetzung des Liquors weicht in vieler Hinsicht von derjenigen des Blutplasmas ab. So enthält er in 100 cm^3 4·4—5·0 *mg* Ca, während das Blutplasma davon 10·5—10·7 *mg* aufweist. Der Gehalt an P beträgt 0·8—1·8 *mg*/% (im Blutplasma sind 2·3—3·2 *mg*/% enthalten), an Na 336—370 *mg*/% (im Blutplasma 336—340 *mg*/%), K 12·8—16·6 *mg*/% (20—24·2 *mg*/% im Blutplasma), Cl 720—740 *mg*/% (570—613 *mg*/% im Blutplasma)[3]). Der Gehalt an Zucker wird zu 0·051—0·065 *mg*/% angegeben[4]). Der Eiweißgehalt beträgt 30—80 *mg* in 100 cm^3 Liquor[5]). Erheblich niedriger als im Blutplasma ist auch der Aminostickstoffgehalt des Liquors[6]). Harnsäure ist in freiem (4 *mg*/‰) und gebundenem Zustand (10 *mg*/‰) festgestellt worden[7]). Auch der Harnstoffgehalt des Liquors ist geringer als derjenige des Blutplasmas[8]). Sehr gering ist der Cholesteringehalt[9]) (0·004 *mg*/‰) und auch die Milchsäuremenge[10]) (11—27 *mg*/%) unterbietet diejenige des Blutplasmas. Der p_H-Wert ist annähernd der gleiche, wie der des Blutes[11]), dagegen ist die Alkalireserve niedriger[12]).

---

[1]) Vgl. hierzu diesen Band, S. 112. — [2]) Vgl. u. a. *Mestrezat:* Le liquide céphalo-rachidien normal et pathol. Thèse de Montpellier. A. Malvine, Paris 1912. — *Wohlgemuth* u. *Scécsi:* Zbl. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **13**. 455 (1912). — *Baumann:* Deutsche med. Wochenschr. Nr. 1, 10 (1920). — *C. v. Monakow:* Schweiz. Arch. f. Neurol. u. Psych. **2**. 233. (1921). — Vgl. auch *G. Lehmann* u. *A. Meesmann: Pflügers* Archiv. **205**. 210 (1924). — [3]) Vgl. hierzu *J. B. Pincus* u. *B. Kramer:* J. of biol. chem. **57**. 463 (1923). — *Ch. S. McVicar* u. *H. Ross:* J. of lab. a. chir. med. **9**. 87 (1923). — *J. Brock:* Biochem. Z. **140**. 591 (1923). — *F. Haurowitz:* Z. f. physiol. Chemie. **128**. 290 (1923). — *Hans Leicher:* Deutsches Arch. f. klin. Med. **141**. 196 (1922). — *H. Cohen:* Quart. j. of. med. **17**. 289 (1924). — Vgl. auch *K. Brücke:* Deutsches Arch. f. klin. Med. **148**. 183 (1925). — *B. Hamilton:* J. of biol. chem. **65**. 101 (1925). — [4]) Vgl. u. a. *J. de Haan* u. *S. van Creveld:* Biochem Z. **123**. 190 (1921). — *St. Rusznyák* u. *L. Czáki:* Biochem. Z. **133**. 355 (1922). — *Cl. J. Alpers, A. J. Campbell* u. *A. M. Prentiss:* Arch. of neurol. a psych. **11**. 653 (1924). — *W. Mestrezat:* C. r. de la soc. de biol. **90**. 339 (1924). — *P. Fontanel* u. *A. Leulier:* J. de physiol. et de path. génér. **24**. 262 (1926). — [5]) Vgl. u. a. *H. B. Wilcox* u. *John H. Lyttle:* Americ. j. of dis. of children. **30**. 513 (1925). — [6]) Vgl. *E. Wichmann* u. *M. Dominick:* Deutsches Arch. f. klin. Med. **153**. Heft 1/2 (1926). — [7]) *R. Cestan, M. Drouet* u. *H. Colombies:* C. r. de la soc. de biol. **89**. 371, 785 (1923). — *A. Bernard:* Proceed. of the New York path. soc. **23**. 18 (1923). — *Ad. M. Brogsitter* u. *E. Krauss:* Deutsches Arch. f. klin. Med. **143**. 297 (1924). — [8]) Vgl. hierzu *M. Polonovski* u. *C. Auguste:* C. r. de la soc. de biol. **87**. 683 (1922). — [9]) *N. Betchov:* J. de physiol. et de path. **21**. 334 (1923). — [10]) *J. A. Killian:* Proceed. of the soc. of. experim. biol. a med. **23**. 255 (1926). — *J. Glaser:* J. of biol. chem. **49**. 539 (1926). — *Rudolf Scheller:* Münchener med. Wochenschr. **73**. 1652 (1926). — [11]) *T. R. Parsons* u. *C. Shearer:* J. of physiol. **54**. 62 (1920). — *Kloth. Meier:* Biochem. Z. **124**. 137 (1921). — *R. Cestan, M. Sendrail* u. *H. Lassalle:* C. r. de la soc. de biol. **93**. 563 (1925). — *Alfred T. Shohl* u. *S. Karelitz:* J. of biol. chem. **71**. 119 (1926). — [12]) *J. B. Collip* u. *P. L. Backus:* Americ. j. of physiol. **51**. 551 (1920).

Von besonderem Interesse ist, daß der Liquor Wirkungen aufweist, die auf seinen Gehalt an Inkretstoffen aus der Hypophyse zurückzuführen sind[1]). Das spezifische Gewicht des Liquors schwankt von 1·006—1·007[2]). Die Gesamtmenge des Liquors beträgt etwa 120—200 cm^3 [3])[4]). Wird solcher abgelassen, dann tritt bald Ersatz ein. Der neugebildete Liquor ist in der Regel eiweiß- und auch zellärmer als der unter gewöhnlichen Verhältnissen abgegebene. In ihm sind stets Zellen vorhanden. Ihre Anzahl ist gering (etwa 5 Zellen in 1 mm^3)[3]). Ihre Art ist verschieden. Es handelt sich zum Teil um Leukozyten, die dem Blute und der Lymphe entstammen, zum Teil finden sich auch Zellen, die aus den Plexus chorioidei und vielleicht auch dem Ependym in den Liquor übergegangen sind[5]).

Der Liquor cerebrospinalis stellt nach seiner ganzen Zusammensetzung eine Flüssigkeit eigener Art dar. Er kann nach seinem Gehalt an einzelnen Stoffen noch am ehesten mit dem Kammerwasser verglichen werden. Was nun die Funktionen des Liquors anbetrifft, so steht die eine über jeden Zweifel erhaben fest. Es ist dies seine Bedeutung als Schutz für das Zentralnervensystem vor mechanischen Einwirkungen. Es schwimmt dieses in gewissem Sinne in der Zerebrospinalflüssigkeit. Weiterhin spielt diese eine Rolle bei der Durchführung des Blutkreislaufes, insbesondere im Schädelinnern, und zwar höchst wahrscheinlich nicht nur im Sinne eines Puffers, der Druckschwankungen im Schädelinnern folgt und ausgleicht, sondern auch durch Vermittlung bestimmter Inkretwirkungen von Hypophysenanteilen. Dafür spricht die Beobachtung, daß intralumbale Einspritzung von Hypophysenextrakt in Dosen, die bei intravenöser Einführung ohne Wirkung sind, zur Steigerung des Blutdruckes führen[6]). Wird der Duralsack in der Höhe des Halsmarkes abgebunden, dann bleibt die intralumbale Einverleibung von Hypophysenstoffen ohne Erfolg. Es spricht dies für eine Einwirkung derselben auf Zentren des Großhirnes. Weiterhin ist dem Liquor eine Bedeutung beim Stoffaustausch des Nervengewebes zugeschrieben worden. Es ist fraglich, inwieweit diese Annahme zutrifft. Zur Entscheidung der Frage nach dem Anteil, den der Liquor an Stoffwechselvorgängen des Zentralnervengewebes nimmt, ist es von der größten Bedeutung, zu erfahren, in welchem Ausmaße er gebildet und fortgeführt wird. Wir stehen hier vor dem gleichen Probleme, dem wir seinerzeit bei der Besprechung der Rolle des

[1]) *W. E. Dixon:* J. of physiol. **57**. 129 (1923). — *P. Trendelenburg:* Klin. Wochenschr. **3**. 777 (1924). — *Y. Miura: Pflügers* Archiv. **207**. 76 (1925). — [2]) *E. Cavazzani:* Riform. med. **8**. Nr. 125 (1892). — *Cl. Thompson, L. Hill* u. *W. D. Halliburton:* The Lancet. **1**. 577 (1899). — *E. Becher:* Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. **30**. 116 (1918). — [3]) Vgl. hierzu *W. Weigeldt:* Studien zur Physiologie und Pathologie des Liquor cerebrospinalis. S. 31 ff. Gustav Fischer, Jena 1923. Hier finden sich weitere Literaturangaben. — [4]) *Weigeldt* (l. c.) hat an mittelgroßen Leichen von 30—40jährigen Personen für die Liquor führenden Räume folgende Durchschnittswerte gefunden: Gesamtliquorbehälter 146 cm^3, Hirnventrikel 36 cm^3, zerebrale Subarachnoidealräume 33 cm^3, gesamter Rückenmarkssack 77 cm^3. — [5]) Vgl. Angaben über Art, Zahl, Herkunft und Verteilung der Liquorzellen und die zugehörige Literatur bei *W. Weigeldt:* l. c. S. 52 ff. Zitat [3]). — Vgl. u. a. auch *F. Weinberg:* Münchener med. Wochenschr. **68**. 577 (1921). — [6]) *Alfred Leimdörfer:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **118**. 253 (1926).

Kammerwassers begegnet sind[1]). Wir erfuhren, daß nach der einen Ansicht der Humor aqueus fortlaufend von den Ziliarfortsätzen und vielleicht noch von anderen Stellen aus gebildet und wahrscheinlich in die Gegend des *Schlemm*schen Kanales abgeleitet wird. Nach anderen Beobachtungen ist er unter gewöhnlichen Verhältnissen nur einem geringen Wechsel unterworfen. Genau den gleichen Unstimmigkeiten begegnen wir in den Auffassungen über das „Strömen" des Liquors[2]). Seine Bildungsstätte — die Plexus chorioidei — ist ziemlich allgemein anerkannt, dagegen fehlt es nicht an Stimmen, die außer dem genannten Sekretionsort noch anderen Stellen die Abgabe von Zerebrospinalflüssigkeit zuerkennen, wobei es fraglich bleibt, ob die unter pathologischen Verhältnissen beobachtete Liquorabgabe von seiten aller möglichen Anteile des Zentralnervensystems Schlüsse auf die unter normalen Bedingungen vor sich gehende Ausscheidung rechtfertigt[3]). Auch die unter experimentellen Bedingungen verfolgte Liquorbildung muß als unter ungewöhnlichen Verhältnissen zustande gegekommen betrachtet werden. Auch in diesem Punkte stehen wir den gleichen Schwierigkeiten gegenüber, wie bei der Frage nach dem Austausch des Kammerwassers. Die Beantwortung der letzteren auf Grund von Beobachtungen, die unter ganz anderen Bedingungen gemacht worden sind, als sie der Norm entsprechen, hat zu Vorstellungen, die höchstwahrscheinlich nicht richtig sind, geführt. Beim Liquor liegen die Verhältnisse gleich. Auch hier wird versucht, Befunde, die unter ganz besonderen Verhältnissen erhoben worden sind, auf Vorgänge zu übertragen, die unter ganz anderen Bedingungen ablaufen. Eine wichtige Beobachtung, die bei weiterem Ausbau die Grundlage für eine Klarstellung der Richtung des „Liquorstromes" abgeben kann, ist die, daß der „Ventrikelliquor" in seiner Zusammensetzung von derjenigen des übrigen Liquors verschieden ist. Ferner ist der Liquordruck in den Ventrikeln etwas höher als im Subarachnoidealraum. Es ist daher ein Gefälle von dem ersteren zu dem letzteren und den sich anschließenden Räumen vorhanden, und zwar erfolgt der Liquoraustausch durch die Foramina Magendii und Luschkae. Im übrigen ist die Neubildung von Liquor unter gewöhnlichen Verhältnissen gering. Als Abflußstelle für diesen kommen die Arachnoidealzotten (*Paccioni*sche Granulationen), perivaskuläre Lymphscheiden und die Lymphspalten der kranialen Nerven in Betracht[4]). Auch die Plexus chorioidei sollen Bestandteile des Liquors aufnehmen[5]). Für den spinalen Subarachnoidealraum bilden Lymphspalten von Nerven den einzigen

[1]) Physiologie III, S. 58 ff. — [2]) Vgl. Literatur zu diesem Probleme bei *Walter Weigeldt:* Studien zur Physiologie und Pathologie des Liquor cerebrospinalis. Gustav Fischer, Jena 1923. — [3]) Vgl. hierzu u. a. *Bungart:* Festschrift zur Feier des 10jährigen Bestehens der Akad. f. prakt. Med. in Köln. 705. Bonn 1915. — *Spina: Pflügers* Archiv. **76**. 204. (1899). — *Lewandowsky,* Z. f. klin. Medizin. **40**. 480 (1900). — *Th. Kocher* in Spezielle Path. u. Ther. (herausgegeben von *Nothnagel*). **9** (3). 74 (1901). — [4]) Vgl. hierzu u. a. *P. Ziegler:* Arch. f. klin. Chir. **53**. 75 (1896). — *Leonard Hill:* The physiology and pathol. of cerebral circulation. London 1896. — *H. Falkenheim* u. *B. Naunyn:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **22**. 261 (1887). — *Cushing:* Mitt. a. d. Grenzgeb. d. inneren Med. **9**. 773 (1902). — *L. H. Weed:* Americ. j. of anat. **31**. 191 (1923). — [5]) Vgl. eine gegenteilige Meinung bei *R. Peterhof:* Folia neuropathol. estoniana. **3/4**. 110 (1925).

Abflußweg[1]). Es spricht manches dafür, daß die Arachnoidealzotten die Hauptabflußstelle für den Liquor darstellen. Von ihnen aus gelangt er in die venösen Sinus. Was den Lymphweg anbetrifft, so ist es wahrscheinlich, daß er über den Truncus lymphaticus jugularis, den Ductus lymphaticus dexter (rechts) und den Ductus thoracicus (links) beiderseits zu der Vereinigungsstelle der Vena jugularis interna mit der Vena subclavia führt.

Nach den in der Literatur niedergelegten Befunden ist es nicht möglich, etwas Bestimmtes über die Rolle auszusagen, die dem Liquor im Stoffwechsel des Nervengewebes zukommt. Weder ist es geglückt, in ihm Produkte nachzuweisen, die für diesen spezifisch sind, noch konnte in seiner Zusammensetzung eine Beziehung zu bestimmten Funktionen des Zentralnervensystems gefunden werden, etwa in dem Sinne, daß bei erhöhter Inanspruchnahme desselben in vermehrtem Maße Stoffe aus dem Liquor entnommen bzw. ihm übergeben werden. Am weitesten in der Annahme einer Anteilnahme des Liquors an der Ernährung des Nervengewebes und der Beteiligung an der Abführung von Stoffwechselprodukten geht die Vorstellung, daß der Liquor die Pia mater durchsetze und dann entlang perivaskulärer Räume in die Blutkapillaren des Nervengewebes abfließe[2]). Es soll nach dieser Ansicht kein zentrifugaler Kreislauf der Zerebrospinalflüssigkeit vorhanden sein, sondern nur ein zentripetaler. Wir möchten auf Grund der Zusammensetzung des Liquors und des Fehlens des Nachweises einer fortlaufenden Neubildung, gepaart mit einem entsprechenden Abfluß und vor allem in Anbetracht der Tatsache, daß das Nervengewebe in ganz hervorragendem Maße mit Blutgefäßen und einem sehr gut ausgebildeten Kapillarsystem versorgt ist, der Ansicht zuneigen, daß der Zerebrospinalflüssigkeit keine größere Bedeutung bei der Ernährung von Nervengewebe zukommt. Das schließt durchaus nicht aus, daß in besonderen Fällen der Liquor insbesondere durch Übernahme von örtlich in größerer Konzentration entstehenden Produkten entlastend eingreift und durch Verdünnung von solchen und allmähliche Abgabe an den Kreislauf in ähnlicher Weise Pufferwirkungen entfaltet, wie die Lymphe.

Man hat den Umstand, daß die Zusammensetzung des Liquors auf einen Sekretionsvorgang hinweist, und seine Abgabe durch mancherlei Einflüsse, die nicht an eine Erhöhung des Blutdruckes gebunden zu sein brauchen[3]), verändert werden kann, im Sinne einer besonderen Funktion bei der Ernährung des Nervengewebes deuten wollen. Dagegen läßt sich jedoch sagen, daß zur Aufrechterhaltung der physikalisch-chemischen Struktur des genannten Gewebes und damit seiner Funktionen eine es umgebende Flüssigkeit von ganz bestimmten Eigenschaften

---

[1]) Vgl. hierzu *Cathelin:* Presse méd. 11. Nov. 1903. — *Dewey:* Anat. record. 15. August 1918. — *F. X. Dercum:* Arch. of neurol. and psychiatry. **3**. 230 (1920). — [2]) Vgl. hierzu *L. Stern* u. *R. Gautier:* Arch. internat. de physiol. **20**. 403 (1923). — *V. Papilian* u. *N. Stanescu-Jippa:* C. r. de la soc. de biol. **91**. 1465 (1924). J. de physiol. et de pathol. génér. **23**. 769 (1926). — [3]) Vgl. z. B. *W. E. Dixon* u. *W. D. Halliburton:* J. of physiol. **47**. 215 (1913/14). — *Hans Hoff:* Arb. a. d. neurol. Inst. a. d. Wiener Univ. **24**. 397 (1923). — *L. H. Weed:* Americ. j. of anat. **32**. 253 (1923).

gewährleistet sein muß. Die Einregulierung eines bestimmten Gehaltes des Liquors an Inhaltsstoffen ist aus diesem Grunde schon erforderlich. Daß jene Stellen, die ihn bilden, besondere Eigenschaften besitzen, die den Durchtritt bestimmter Stoffe ermöglichen und den anderer verhindern, wodurch eine bestimmte Zusammensetzung des Liquors gewährleistet wird, ist schon lange bekannt[1]). Bringt man gelöste Substanzen in den Liquor der Ventrikel, dann erscheinen diese nach verschieden langer Zeit in demjenigen des Subarachnoidealraumes. Dagegen gehen Substanzen, die dem Liquor des letzteren übergeben werden, nicht ohne weiteres in denjenigen der Ventrikel über. Es geschieht dies nur dann, wenn der Liquor unter einem bestimmten Druck steht[2]). Vor allem ist bedeutsam, daß wohl Stoffe aus dem Liquor in das Blut übergehen, nicht aber allgemein umgekehrt. Derartige Beobachtungen zeigen, daß bei der Liquorbildung bzw. seinem Durchgang durch bestimmte Stellen des Zentralnervengewebes offenbar Zellgrenzschichten mit ihren besonderen Eigenschaften eine bedeutsame Rolle spielen. Inwiefern Veränderungen derselben unter pathologischen Verhältnissen einen Anhaltspunkt zur Knüpfung von Beziehungen zu bestimmten Störungen innerhalb des Nervengewebes zu geben vermögen, bleibt weiterer Forschung, zu entscheiden, vorbehalten. Interessante Vorstöße in dieser Richtung sind bereits gemacht[3]). In diesem Zusammenhang sei an die außerordentlich reiche Versorgung der Blutgefäße der Pia und insbesondere auch der Plexus chorioidei mit Nerven erinnert (vgl. S. 544). Es ist dies vielleicht ein Hinweis auf einen nervösen Mechanismus zur Regelung der Liquorbildung, wobei gleichzeitig auch die Durchlässigkeit der „Grenzfläche" Blutgefäßendothel und Umgebung für bestimmte Stoffe beeinflußt werden könnte.

Betrachten wir nunmehr diejenigen Funktionen des Liquors etwas genauer, die sich ohne weiteres aus seiner Verteilung und der Betrachtung des Einschlusses des Gehirnes und Rückenmarks in Räume mit festen Wandungen ergeben. Wir kommen damit zur Betrachtung seiner mechanischen Funktionen. Wir haben schon S. 532 darauf hingewiesen, welche hohe Bedeutung einer fortlaufend ausreichenden Blutversorgung des Zentralnervensystems zukommt. Sie ist nur dann gewährleistet, wenn unter den verschiedenen Beanspruchungen des Kreislaufsystems innerhalb der ein für allemal gegebenen Raumverhältnisse des Schädelinneren die Möglichkeit einer Regulation des vorhandenen Druckes vorhanden ist. Mit jedem Auswerfen von Blut aus dem linken Ventrikel erfolgt eine Zunahme der Blutzufuhr zu den einzelnen Organen und damit auch zum

[1]) *Goldmann: Bruns* Beitr. z. Chir. **64**. 78 (1909); Vitalfärbung am Zentralnervensystem. Berlin 1913. — *Schmorl:* Ges. d. Natur- u. Heilkde. Dresden, 13. Dez. 1919. Münchener med. Wochenschr. Nr. 31, 913 (1920). — *Askanazy:* Verh. d. Deutschen pathol. Gesellsch. **17**. 85 (1914). — [2]) *Lina Stern:* Schweiz. Arch. f. Neurol. u. Psych. **8**. 215 (1921). — *L. Stern* u. *R. Gautier:* Arch. internat. de physiol. **17**. 138 (1921); **20**. 403 (1923). — Vgl. auch *J. de Haan* u. *S. van Creveld:* Biochem. Z. **124**. 172 (1921). — *Ernst Wiechmann:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **91**. 245 (1926). — [3]) *F. K. Walter:* Zbl. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **95**. 522 (1925); **99**. 548 (1925). — *E. Wiechmann:* Zbl. f. d. ges. exper. Med. **44**. 328 (1925); Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **91**. 245 (1926).

Gehirn. Wir erkennen die pulsatorischen Füllungs- und damit auch Druckänderungen ohne weiteres an den Schwankungen des Hirnvolumens[1]). Daß der sog. Hirnpuls in direkter Beziehung zur systolischen Füllung der Blutgefäße des Schädelinnern steht, erkennt man ohne weiteres bei gleichzeitiger Aufzeichnung der Herztöne, des Karotispulses und des Hirnpulses[2]). Die direkte Beobachtung der Volumenschwankungen des Gehirns kann natürlich nur dann erfolgen, wenn die Schädelkapsel an einer Stelle unterbrochen ist. Beim Säugling ist das an den Fontanellen der Fall. An einer Lücke im Schädeldach — nach einer Verletzung oder einem operativen Eingriff — kann man das pulsatorische Vordrängen und Zurückweichen des Schädelinhaltes an dem Verhalten der Dura verfolgen. Setzt man auf die Lücke einen Trichter luftdicht auf, der mittels einer Schlauchverbindung mit einer Registrierkapsel in Verbindung steht, dann kann man die Volumenschwankungen direkt aufzeichnen. Man könnte versucht sein, die auf diesem Wege erhaltenen Kurven ohne weiteres als Volumenpulskurven (Plethysmogramme)[3]) anzusprechen. Es ist dies jedoch deshalb nicht statthaft, weil ja im Augenblick des Einströmens von Blut in die Arterien des Schädelinnern Liquor ausweicht und so die festgestellte Volumenzunahme nicht der gesamten, durch die Kammersystole bedingten entspricht. Dazu kommt noch, daß infolge der besonderen mechanischen Verhältnisse im Schädelinneren unmittelbar venöses Blut aus diesem entfernt wird. Es wird dadurch der Verlauf der Hirnpulswelle ganz wesentlich beeinflußt. In Abb. 195[4]) sind die Herztöne (untere Kurve) und die Hirnpulskurve dargestellt. Man erkennt, daß der Gehirnpuls gegenüber dem Beginn des ersten Herztones, entprechend dem von der Pulswelle zurückzulegenden Weg, nur eine geringe Verspätung aufweist. Die Pulskurve zeigt eine wechselnde Form. Sie kann ganz der Karotispulskurve entsprechen (vgl. hierzu Abb. 196[4]). In Abb. 195 erkennen wir drei Zacken. Die Hauptwelle tritt kurz nach Beginn des ersten Herztones auf. Da, wie wiederholt erwähnt, die Schädelkapsel starr ist, so muß bei jeder Zunahme des Schädelinhaltes ein Ausgleich möglich sein, sollen größere Drucksteigerungen und damit Beeinträchtigungen der Funktionen des Nervengewebes vermieden werden. Die Folgen des Nichtfunktionierens der in Frage kommenden Vorrichtungen, sei es nun, daß Wege verlegt oder die Liquorbildung und ihr Abfluß nicht geregelt sind, erkennen wir an den schweren Störungen des gesteigerten sogenannten Hirndruckes[5]).

[1]) Vgl. hierzu u. a. *Antoni Mikulski:* Zbl. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **90**. 469 (1924). Hier finden sich zahlreiche Angaben über Beeinflussung der Hirnpulsation beim Menschen. — [2]) Vgl. hierzu *Leyden: Virchows* Archiv. **37** (1866). — *Mosso:* Über den Kreislauf des Blutes im menschlichen Gehirn. Leipzig 1881. — *Berger:* Beiträge zur Zirkulation in der Schädelhöhle. G. Fischer, Jena 1901. — *E. Becher:* Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. **35**. 329 (1922). Hier finden sich weitere Literaturangaben. — [3]) Vgl. Physiologie II. S. 282. — [4]) Entnommen: *Erwin Becher:* Mitt. a. d. Gr. d. Med. u. Chir. **35**. 329 (1922). — [5]) Vergl. hierzu *Hauptmann:* Die allgemeine Chirurgie der Gehirnkrankheiten (herausgegeben von *F. Krause*). 1. Teil. 429 ff. Ferd. Enke, Stuttgart 1914. S. 472 ff. sind eigene, auf experimentellem Wege gewonnene Befunde mitgeteilt. Ferner finden sich ausführliche Literaturangaben.

Als „Puffer", der die Druckschwankungen auffängt und sie ausgleicht, dient nun die Zerebrospinalflüssigkeit. Sie kann ausweichen und auch wieder zurückkehren. Weiterhin kommt der Abfluß des venösen Blutes in Betracht. In der Tat bemerkt man, daß es bei jeder Systole der Ventrikel zu einer rhythmischen Beschleunigung des aus dem Schädel durch die Vena jugularis abfließenden Blutes kommt[1]). Was den Liquor anbetrifft, so erfolgt die Druckentlastung bei Ansteigen des innerhalb der Schädelhöhle herrschenden

Abb. 195.

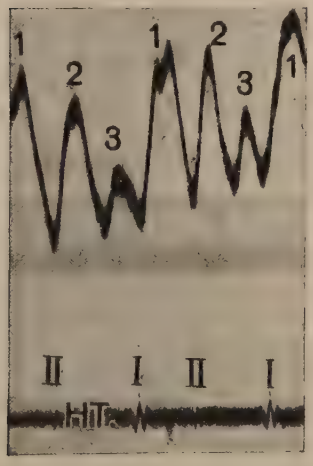
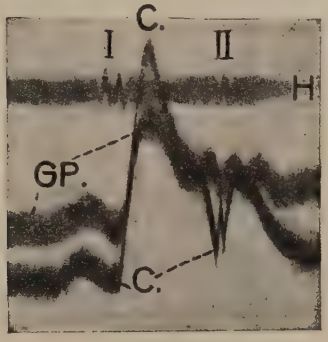


Abb. 196.



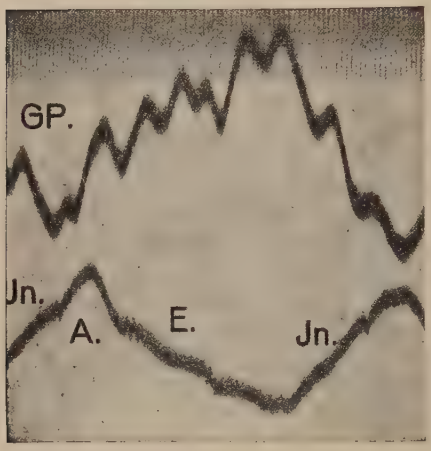
Druckes durch sein Ausweichen nach dem spinalen Duralsack. Dieser verfügt zwischen den Wirbelbögen über dehnbahre Anteile. Ferner besteht die Möglichkeit, daß aus den epiduralen Venenplexus, die zwischen den beiden Blättern der Dura mater spinalis liegen, Blut abfließt und dadurch Raum für vom Schädelinneren hinzukommenden Liquor geschaffen wird[2]). Sobald der Druck innerhalb des letzteren nachläßt, strömt der ausgetriebene Liquor wieder zurück. So wird, je nach den vorhandenen Druckverhältnissen abwechselnd Zerebrospinalflüssigkeit zwischen Schädel und Wirbelkanal hin- und hergetrieben. Es sei angefügt, daß die rhythmischen Druckschwankungen im Schädelinneren, die durch die rhythmische Zu- und Abnahme der Blutfüllung der in diesem vorhandenen Blutgefäße bedingt sind, nicht nur von größtem Einfluß auf den Abfluß des venösen Blutes sind, sondern sich auch in der Lymphbewegung auswirken können.

Die bei jeder Systole der Herzkammern auftretende Zunahme des Volumens des Gehirns, die sich von seiner ganzen Oberfläche aus auf den

[1]) Vgl. hierzu u. a. *Berthold:* Zbl. f. d. med. Wissensch. Nr. 43 (1879). — *Mosso:* Über den Kreislauf des Blutes im menschlichen Gehirn. Leipzig 1881. — [2]) Vgl. hierzu *Erwin Becher:* Mitteil. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. **35**. 356 (1922). Hier finden sich weitere Literaturangaben.

diese wie ein Kissen umgebenden Liquor in Gestalt einer Druckzunahme — Ansteigen des Liquordruckes — auswirkt, bedingt, daß sich über den spinalen Arachnoidealsack eine Welle (Länge $2^1/_2$ *m*) bis zur Lumbalgegend ausbreitet. Ihre Fortpflanzungsgeschwindigkeit ist in Anbetracht des relativ niedrigen Druckes und den im genannten Sack vorhandenen Bedingungen — er stellt einen elastischen, mit unter geringem Druck stehender Flüssigkeit gefüllten Schlauch mit nachgiebiger Wand dar — gering (3 *m* in der Sekunde)[1]). Bei der erwähnten Liquorverschiebung kommt es zu keinem eigentlichen Strömen von solcher, vielmehr wirkt sie sich nur in einer Mischung desselben aus[2]). Außer jenen Druckschwankungen, die auf die Herztätigkeit zurückzuführen sind, finden sich noch solche, die in Zusammenhang mit der Atmung stehen[3]). In Abb. 197[4]) sind die respiratorischen Wellen des Gehirnpulses wiedergegeben. Die untere Kurve stellt die Atemkurve und die obere die Gehirnpulskurve dar. Man erkennt, daß der tiefste Punkt der ersteren mit dem Gipfel der letzteren zusammenfällt[5]). Die respiratorischen Druckschwankungen des Liquors nehmen nun ihren Ausgangspunkt nicht nur vom Schädelinnern, vielmehr machen sich auch Änderungen des Druckes geltend, die durch Volumenschwankungen der epiduralen Venenplexus zustande kommen.

Abb. 197.



Nachdem die Entnahme von Liquor beim Menschen durch die sog. Lumbalpunktion ein häufiger, zu diagnostischen und auch zu therapeutischen Zwecken ausgeführter Eingriff geworden ist, hat man Druckverhältnisse und Bewegungsvorgänge im spinalen Arachnoidealsack wiederholt aufgezeichnet und die beobachteten Änderungen in ihren Anteilen aufzuklären versucht[6]). In Abb. 198[7]) ist dargestellt, wie der Lumballiquorpuls einerseits von der Herztätigkeit und andererseits

---

[1]) Vgl. hierzu *E. Becher*: Münchener med. Wochenschr. **68**. 839 (1921). — *F. K. Walter*: Ebenda. **68**. 1352 (1921). — [2]) Vgl. *E. Becher*: Münchener med. Wochenschr. **27**. 839 (1921); Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. **35**. 356 (1922). — [3]) Vgl. *Karl Propping*: Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. **34**. 362 (1921). — *E. Becher*: Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. **35**. 329 (1922). — *W. Ewig* u. *H. Lullier*: Z. f. d. ges. exper. Medizin. **43**. 764 (1924). — [4]) Entnommen: *Erwin Becher*: Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. **35**. 338 (1922). — [5]) Vgl. hierzu Physiologie II, S. 305. — [6]) Vgl. u. a. *Salathe*: Recherches sur les mouvements du cerveau. Paris 1877. — *H. Falkenheim* u. *B. Naunyn*: Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **22**. 261 (1887). — *Bungart*: Festschr. z. Feier d. 10jähr. Bestehens d. Akad. f. prakt. Med. in Köln. 698. Bonn 1915. — *Erwin Becher*: Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. **35**. 343 (1922). — [7]) Entnommen: *E. Becher*: Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. **35**. 343 (1922).

von der Atemtätigkeit abhängig ist. Während man im Anfangsteil der Halswirbelsäule an der Membrana atlanto-occipitalis Liquorpulsationen beobachten kann, die denen des Gehirnes entsprechen, ist das beim „Lumbalpuls" nicht der Fall. Es hängt das damit zusammen, daß die durch die Systole der Herzkammern bedingten Liquorbewegungen in der Lumbalgegend verspätet eintreffen und bereits in die Zeit der Diastole zu liegen kommen (vgl. hierzu Abb. 199[1]), S. 556). Es haben daher die Lumbalpulskurven in ihrer Form keine oder nur wenig Ähnlichkeit mit Arterien- bzw. Venenpulskurven.

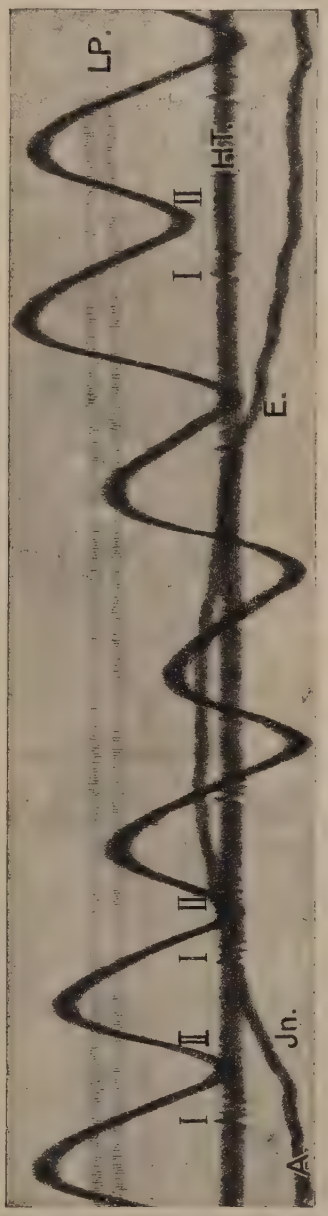


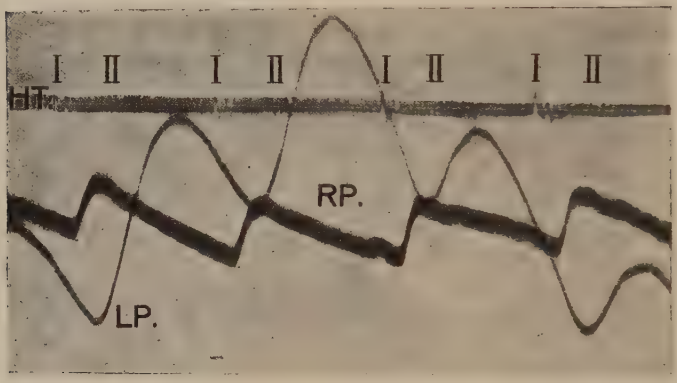
Abb. 198. Unterste Kurve = Atemkurve (Jn. = Inspiration, E. = Exspiration). Mittlere Kurve = Herztöne (I. und II. Herzton). Obere Kurve = Lumballiquor-Pulskurve.

Abgesehen von Druckschwankungen im Gebiete des Liquors und den ihnen folgenden Bewegungsvorgängen, die durch Herz- und Atemtätigkeit bedingt sind, gibt es nun noch solche, die in Beziehung zur Stellung des Körpers und insbesondere des Kopfes zu diesem stehen. Lageveränderungen bedingen Verschiebung des Liquors und damit Gestaltsveränderungen des Subarachnoidealraumes. Beim Stehen wird der Druck im Schädelinnern negativ, weil ein Teil des Liquors nach unten sinkt, wobei es zu einer Erweiterung der unteren Anteile des genannten Raumes kommt, und zwar unter Abnahme der Füllung der Venenplexus im epiduralen Raume, wobei der Liquordruck natürlich den Venendruck übersteigen muß. Beim Aufstehen erfolgt eine Saugwirkung auf die Blutgefäße des Schädelinneren und damit eine Erleichterung des Blutstromes. Die entgegengesetzte Wirkung hat die tiefe Lage des Kopfes. Es ist unter Berücksichtigung des Einflusses der Körperstellung auf den Liquordruck in den einzelnen Anteilen des Subarachnoidealraumes verständlich, weshalb die in der Literatur niedergelegten Werte über den „Lumballiquordruck" so außerordentlich

[1]) Vgl. hierzu Physiologie II, S. 282.

verschiedene sind. Wird er z. B. in Seitenlage gemessen, dann wird im wesentlichen der elastische Druck festgestellt. Er ist von den elastischen Eigenschaften der den Liquor umgebenden Wand abhängig. Zu ihm gesellen sich dann noch die oben erwähnten, von der Herz- und Atemtätigkeit beherrschten Einflüsse. Im Sitzen bzw. Stehen kommt noch ein neues Moment hinzu, nämlich der hydrostatische Druck der auf der einzelnen Wandstelle ruhenden Liquorsäule. Die Druckzunahme beim Übergang vom Liegen zum Sitzen entspricht nicht der aus der Liquorsäulenhöhe berechneten[1]). Die Verhältnisse liegen nicht einfach. Der Liquor des Subarachnoidealraumes befindet sich in den mit Endothel überzogenen Maschen der Pia arachnoides. Die zerebralen

Abb. 199.



und spinalen Subarachnoidealräume sind durch die weiten Zisternen an der Hirnbasis miteinander verbunden (vgl. hierzu S. 536). Während die Dura in der Schädelhöhle stellenweise unter Aufnahme der großen venösen Sinus der Knocheninnenfläche direkt anliegt, spaltet sie sich im Bereich des Wirbelkanales, wie schon S. 553 erwähnt, in zwei Blätter, von denen das äußere den knöchernen Innenrand des Wirbelkanales bedeckt, während das innere an die Arachnoidea des Rückenmarks angrenzt. In dem so geschaffenen Epiduralraum — besser Supraduralraum genannt[2]) — sind die schon mehrfach erwähnten Venenplexus untergebracht[3]). Die an ihrer Bildung beteiligten Venen weisen zahlreiche Anastomosen auf. Sie sind ferner durch die Rami perforantes mit der Vena azygos und hemiazygos verbunden. Allen Venen des Epiduralraumes fehlen die Klappen. Der Arachnoidealsack ragt am unteren Ende als Cisterna terminalis 5—6 Wirbel über den Conus terminalis hinaus[4]). Im zervikalen und dorsalen Teil des

[1]) Vgl. hierzu *E. Becher*: Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. **30**. 116 (1918). — [2]) Vgl. hierzu *J. Schaffer*: Ergebnisse der Anat. u. Entwicklungsgesch. **23**. 501 (1921). — [3]) Vgl. u. a. *Grashey*: Experimentelle Beiträge zur Lehre von der Blutzirkulation in der Schädelrückgratshöhle. Festschr. f. *A. Buchner*. Lehmann, München 1892. — [4]) Vgl. u. a. *Dönitz*: Arch. f. klin. Chir. **77**. 940 (1905).

Subarachnoidealraumes findet sich eine Reihe von Septen, die ihn in mehrere von kranial nach kaudal verlaufende Kammern teilen[1]). Die so gebildeten Abteilungen sind vielfach durch Löcher miteinander in Verbindung gebracht. Es ist verständlich, daß bei so komplizierten Verhältnissen die Einflüsse, die sich im Liquordruck auswirken, nicht schematisch analysierbar sind. Es muß vor allem auch berücksichtigt werden, daß jede Veränderung der Körperstellung sich im Blutkreislauf geltend macht[2]). Kommt es zu einem erschwerten Abfluß aus den Venen, dann macht sich das sofort auch im Liquordruck bemerkbar, und zwar von den Venenplexus des Supraduralraumes aus. Als Durchschnittswert des Liquordruckes bei in horizontaler Seitenlage befindlichen Erwachsenen werden bei lumbaler Messung 150—170 *mm* H_2O angegeben. Im Sitzen beträgt der Lumbaldruck 400—460 *mm* H_2O[3]).

Es ist die Frage aufgetaucht, ob die Gehirnpulsationen von Bedeutung für die Funktionen des Gehirns sind. Es zeigte sich, daß bei Durchleitung des Blutes durch das Gehirn unter Ausschaltung der Pulsationen keine Ausfallserscheinungen bemerkbar waren[4]). Es bleibt freilich noch die Möglichkeit, daß bestimmte Einflüsse z. B. auf die Lymphbewegung, den Stoffaustausch u. s. w. bei den kurzfristigen Versuchen nicht erkennbar waren. In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß die im Gehirn von Augenblick zu Augenblick vorhandene Blutmenge nicht besonders groß ist. Es wird jedoch das beschränkte Fassungsvermögen der Blutgefäße durch die Geschwindigkeit des Blutstromes ausgeglichen. Es ist berechnet worden, daß das Gehirn in einer Minute etwa $1^1/_3$—$1^1/_2$mal so viel an Blutvolumen erhält als sein Gewicht ausmacht[5]). Damit übertrifft seine Blutversorgung diejenige der meisten Organe[6]).

---

[1]) Vgl. hierzu insbesondere *Key* u. *Retzius:* Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. 1. Hälfte. S. 1—100. Stockholm 1876; Das Menschengehirn, Stockholm 1896. — Vgl. auch *E. Gerstenberg* u. *F. Hein*: Z. f. Geburtsh. u. Gynäkol. **61**. 524 (1908). — [2]) Physiologie II, S. 274. — [3]) Vgl. hierzu *E. Becher*: Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. **30**. 116 (1918). Hier finden sich weitere Literaturangaben. — Vgl. ferner über den Druck im Liquorsystem: *H. Grashey*: Experimentelle Beiträge zur Lehre von der Blutzirkulation in der Schädelrückgratshöhle. Festschr. f. *A. Buchner*. Lehmann, München 1892. — *F. Pedrazzini*: Rivista d'ospedale Maggiore, Nr. 11—12 (1916); Nr. 8—10 (1919). In beiden Arbeiten finden sich zahlreiche Literaturangaben. — *Haller*: Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. **30**. 472 (1918). — *E. Becher*: Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **63**. 89 (1918); Zbl. f. innere Medizin. **41**. Nr. 37 (1920); Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. **35**. 356 (1922); **37**. 325 (1924). — *H. L. Weed* u. *W. Hughson*: Americ. j. of physiol. **58**. 53, 85, 101 (1921). — *N. Zylberlast-Zand*: Rev. neurol. **28**. 1217 (1921). — *Robert Stigler* im Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden (herausgegeben von *Emil Abderhalden*). Abt. V, Teil 4, Lieferung 149, S. 1077ff. Urban u. Schwarzenberg, Berlin u. Wien 1924. — [4]) *K. Takenaga*: *Pflügers* Archiv. **203**. 72 (1924). — [5]) *Paul Jensen*: *Pflügers* Archiv. **103**. 171 (1904). — *Gayda*: Arch. di fisiol. **12**. 235 (1914). — Vgl. auch Physiologie II, S. 344. — [6]) Über das Ausmaß der Ausnützung des mit dem Blute zur Verfügung gestellten Sauerstoffs von seiten des Nervengewebes gehen die Ansichten auseinander: Vgl. *L. Hill* u. *Nabarro*: J. of physiol. **18**. 218 (1895). — *F. G. Alexander* u. *S. Cserna*: Biochem. Z. **53**. 100 (1913).

Vorlesung 21.

Weitere Funktionen des Zentralnervensystems.

Die Leistungen der Regio frontalis. Sympathisches Nervensystem und Großhirnrinde. Einordnung der Funktionen der Einzelorgane der Großhirnrinde in deren Gesamtleistungen. Intelligenz und Gehirnentwicklung. Assoziationssysteme. Funktionen des Balkens.

Werfen wir einen Blick auf die Abb. 174 und 175, S. 519 und 520, dann fallen uns Gebiete der Großhirnrinde auf, für die bestimmte Beziehungen zu bestimmten Funktionen nicht eingezeichnet sind. Wir wollen uns der Betrachtung dieser zuwenden und uns zunächst die Frage vorlegen, welche Bedeutung dem Stirnhirn zukommt. Daß im hinteren Drittel der dritten Stirnwindung der linken Hemisphäre (beim Rechtshänder!) das motorische Sprachzentrum seinen Sitz hat[1]), und ferner am Fuße der zweiten Stirnwindung eine Stelle vorhanden ist, bei deren Reizung assoziierte Bewegungen beider Augen zustande kommen — präzentrales oder frontales Blickzentrum[2]) —, haben wir bereits erfahren. Weiterhin haben wir Beziehungen des Stirnhirns zur Brücke — frontale Brückenbahn — kennengelernt, und davon Kenntnis genommen, daß es durch reiche Faserungen mit dem Thalamus in Verbindung steht[3]). Mittels der zuerst genannten Bahn werden Verbindungen zwischen Stirnhirn und Kleinhirn hergestellt. Es erwecken die genannten Beziehungen eine Fülle von Erinnerungen an tiefgehende Beeinflussungen mannigfaltigen Geschehens. Vor unseren Augen ersteht das Werden der Sprache — wir entsinnen uns der Beziehungen zum Schallsinn und der Schallempfindung und darüber hinaus zum Wortklangbildzentrum und dessen Auswirkung auf jene Zusammenfassung motorischen Geschehens, die wir unter der Bezeichnung des motorischen Sprachzentrums kennengelernt haben. Von ihm aus gehen fein abgestufte Impulse zu jenen Feldern der Großhirnrinde hinaus, von denen aus die im Dienste der Sprache stehenden Muskelgebiete in fein eingestellter Weise und in der erforderlichen Zusammenarbeit innerviert werden. Wir erinnern uns ferner der großen Bedeutung der Einstellung der beiden Bulbi für die Erkennung der Vorgänge der Außenwelt. Unsere Aufmerksamkeit wird geweckt und schon erhalten Augenmuskeln entsprechende Impulse.

---

[1]) Vgl. Physiologie III, S. 364. — [2]) Vgl. Physiologie III, S. 260. — [3]) Vgl. diesen Band, S. 48, 50, 51, 79.

Vor allem fesselt auch unser Interesse das Auftreten mancher gleichartiger oder doch ähnlicher Ausfallserscheinungen bei Außerfunktionssetzung des Kleinhirns und des Stirnhirns. Es sei an die zerebellare Ataxie und an Störungen des Körpergleichgewichtes nach solchen im Gebiete des Stirnhirns erinnert und auch an das Vorbeizeigen, das ein Symptom darstellt, das bei Kleinhirn- und Stirnhirnveränderungen gefunden wird[1]). Zahlreiche Fälle von Kriegsverletzungen haben diese Beobachtungen bestätigt[2]). Es scheint, daß jedes Stirnhirn mit beiden Kleinhirnhemisphären in Beziehung steht[3]). Allem Anschein nach stellt die Stirnhirnrinde einen dem Kleinhirn in einzelnen seiner Funktionen über- oder zugeordneten Gehirnteil dar, und zwar prägen sich besonders Beziehungen des Stirnhirns zum Körpergleichgewicht aus. Die Annahme von solchen hat noch dadurch eine Stütze erhalten, daß Verbindungen von Stirnhirnanteilen zu jenen Systemen aufgefunden worden sind, die wir in den Vorlesungen 3 und 4 als extrapyramidale motorische Zentren kennengelernt haben. Möglicherweise steht der aufrechte Gang, der besonders hohe Anforderungen an die Gleichgewichtsregulationen stellt, in Beziehung zu der besonders hohen Ausbildung des Stirnhirns bei uns. Dabei ist bei allen Störungen von Gleichgewichtseinstellungen stets im Auge zu behalten, daß viele Teilorgane des Zentralnervensystems an dieser wichtigen Funktion beteiligt sind. So wird auch von Störungen des dynamischen Gleichgewichts bei Veränderungen im Scheitellappengebiet berichtet[4]). Wichtig ist auch die Feststellung, daß nach Entfernung der Frontalregion Enthirnungsstarre auftritt, während die Zerstörung anderer Gebiete der Großhirnrinde keine entsprechende Beeinflussung des Tonus im Gefolge hat. Wird die Stirnhirnrinde oder ihre Strahlung bis zur Höhe der vorderen Vierhügel entfernt, dann kommt es zu einer ausgesprochenen Rigidität auf der gegenüberliegenden Körperseite und zu einer geringfügigen auf der zum Eingriff gleichseitigen[5]). Vermittelt wird die Beziehung der Frontalregion zum Muskeltonus durch die frontopontine Bahn. Auch der Schläfenlappen[6]) ist mittels temporopontiner Bahnen in irgendeiner Form in jenes System eingeschlossen, das der Tonus- und Gleichgewichtsregulation dient[7]).

Dem Stirnhirn sind im Laufe der Zeit von den verschiedensten Gesichtspunkten aus mannigfaltige Funktionen zuerteilt worden. Vor allem ist es immer wieder als Sitz der Intelligenz angesprochen worden. Ohne Zweifel ist diese Annahme stark von der Vorstellung aus beeinflußt, daß die in der Tierreihe vor sich gehende Weiterentwicklung der Stirnhirngegend und insbesondere die mächtige Entfaltung dieses Hirnteiles bei uns in Beziehung zu geistigen Leistungen

---

[1]) Vgl. hierzu S. 96. — Vgl. auch *E. A. Spiegel* u. *K. Hotta: Pflügers* Archiv. **212**. 759 (1926). — [2]) Vgl. u. a. *J. Gerstmann:* Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol. **40**. Heft 6 (1916). — *v. Podmaniczky:* Deutsche Z. f. Nervenheilk. **67**. (1920). — [3]) Vgl. hierzu insbesondere *G. Anton* u. *Zingerle:* Bau, Leistung und Erkrankung des menschlichen Stirnhirns. Graz 1902. — *Mingazzini* u. *Polimanti:* Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol. **20**. Heft 5 (1906). — [4]) *Carlo Besta:* Riv. sperim. di freniatr. **44**. 388 (1920). — [5]) *W. P. Warner* u. *J. M. D. Olmsted*: Brain. **46**. 189 (1923). — [6]) Vgl. über seinen Bau *Otto Marburg:* Arbeiten a. d. neurol. Institut a. d. Wiener Universität. **28**. 1 (1926). — [7]) Vgl. u. a. *W. J. Bernis* u. *E. A. Spiegel:* Arbeiten aus dem neurol. Institut a. d. Wiener Universität. **27**. 197 (1925).

stehen müsse, da ja auch diese im gleichen Sinne ansteigen. Die Armut des Stirnhirnes an Projektionsfasern und der Reichtum an Assoziationsfasern wurde im gleichen Sinne gedeutet. Auch der Umstand, daß es neben dem Scheitellappen die späteste Markausbildung aufweist, gab zu denken. Wir wollen nicht alle jene Vorstellungen anführen, die in bezug auf die Funktionen des Stirnhirnes zum Ausdruck gekommen sind, vielmehr wollen wir uns mit solchen begnügen, für die gewisse Anhaltspunkte vorhanden sind. Zunächst müssen wir uns darüber verständigen, was sich beim Stirnhirn an Anteilen auf Grund der Struktur der Rinde abgrenzen läßt. Vor allen Dingen gilt es eine Abgrenzung gegen jenes Gebiet der Großhirnrinde zu finden, das wir bereits mehrfach als präzentrales motorisches Rindenfeld kennengelernt haben. In der Tat setzt sich die eigentliche Regio frontalis von der genannten präzentralen Gegend, die äußerlich ihre Grenzen nicht zu erkennen gibt, ganz scharf ab[1]). Die Regio frontalis ist es, die in der Tierreihe mehr und mehr an Ausdehnung gewinnt. Sie fehlt den kleinen Insektivoren, Chiropteren und Rodentiern noch ganz. Sie erscheint bei den Makrochiropteren (Meerschweinchen und Kaninchen). Sie ist bei diesen noch unbedeutend, um dann bis zu den anthropomorphen Affen mehr und mehr an Ausbildung zu gewinnen. Ihre höchste Entwicklung erreicht sie bei uns. *Brodmann* gibt folgende interessanten Verhältnisse in der Ausdehnung der Rinde der Regio frontalis zur gesamten Großhirnrinde an: beim Igel 0%, beim Kaninchen 2·2%, beim fliegenden Hund 2·3%, bei der Katze 3·4%, beim Hund 6·9%, beim Maki 8·3%, beim Kapuzineraffen 9·2%, beim Gibbon 11·3%, beim Schimpansen 16·9% und beim Menschen 29·0%. Der Aufstieg in der Entwicklung der Regio frontalis zeigt sich nicht nur in der Zunahme der Masse, sondern auch in der immer weiter getriebenen Verfeinerung der Struktur und der Zunahme der Entwicklung der einzelnen Rindenschichten. Als ein besonderer Zuwachs zur Regio frontalis ist bei uns die dritte Stirnwindung anzusehen, indem diese beim Schimpansen zytoarchitektonisch der Präzentralgegend zugehört. Von jener Windung ist die Sprachzone durch ihren besonderen Schichtenbau besonders abgegrenzt und ausgezeichnet.

Man muß sich der für jede Tierart besonderen Ausdehnung der eigentlichen Regio frontalis erinnern, wenn man daran geht, die Ergebnisse von Tierversuchen zu verwerten. Es liegen Exstirpations- und Reizversuche vor. Gewöhnlich ist der gesamte Frontallappen mit Einschluß der motorischen Regio präzentralis zur Entfernung gelangt. Daß in diesen Fällen Störungen in Muskelgebieten zu beobachten waren, überrascht uns nicht. Für die Beurteilung der Funktionen der Regio frontalis selbst sind ausgedehntere Versuche an Tieren erwünscht, bei denen unter Verwertung der zytoarchitektonischen Studien nur jenes Feld zur Entfernung gelangt ist, das dem genannten Rindengebiete entspricht. Es sei der folgenden Befunde gedacht. Bei Hunden

[1]) *K. Brodmann:* Anat. Anzeiger. Ergänzungsheft zum **41**. Bd. (1912); ferner in Die allgemeine Chirurgie der Gehirnkrankheiten (herausgegeben von *F. Krause*). 87 ff. Ferd. Enke, Stuttgart 1914. Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde. 2. Aufl. Johann Ambrosius Barth, Leipzig 1925.

und niederen Affen hatte die Entfernung des Stirnhirnes scheinbar keine Störungen im Gefolge, die in Zusammenhang mit einer verminderten Intelligenz gebracht werden konnten[1]). Nun lagen jedoch diesen Beobachtungen keine besonderen Anforderungen an jene zu grunde. Es wurden nur vorhandene Gewohnheiten vor und nach dem Eingriff verfolgt, jedoch nicht erforscht, ob besondere Leistungen vollführt werden können. Um ein sichereres Urteil über bestimmte geistige Funktionen zu gewinnen, wurden Tiere vor der Wegnahme des Stirnhirnes dressiert und dann festgestellt, ob nach erfolgtem Verlust dieses Hirnteiles der Dressurerfolg noch vorhanden war. So wurden Katzen dahin gebracht, daß sie ihr Futter auf kompliziertem Wege aufsuchten[2]). Sie mußten beispielsweise eine Tür öffnen. Nach Ablauf der dem Eingriff folgenden Erscheinungen zeigten sich im Verhalten der Tiere keine Besonderheiten, dagegen vermochten sie das Futter auf dem eingelernten Wege nicht mehr aufzusuchen. Waren andere Hirnrindenanteile (z. B. der Schläfenlappen) abgetragen, dann verblieb der Dressurerfolg. Von großer Bedeutung ist, daß den stirnhirnlosen Tieren durch Einübung die verlorengegangene Fähigkeit, dem Futter in bestimmter Weise nachzugehen, erneut beigebracht werden konnte, nur ist dazu bedeutend mehr Zeit erforderlich, als dann, wenn die Tiere im Besitz des Stirnhirnes sind. Weiterhin ist beobachtet worden, daß Hunde, die so dressiert worden waren, daß sie nur dann fraßen, wenn Töne bestimmter Höhen geboten wurden, nach Verlust des Stirnhirnes auch durch Schläge nicht mehr zur Einhaltung des seinerzeit Erlernten gebracht werden konnten[3]). Bei Affen wird störrisches Wesen, Erschwerung der Erfahrungsbildung[4]), mangelhafte Konzentration der Aufmerksamkeit[5]) angegeben. Weiterhin liegen, wie schon S. 510 berichtet, Beobachtungen über Veränderungen von Instinkten nach Verletzungen des Stirnhirns vor.

Es liegen weiterhin zahlreiche Beobachtungen an Menschen vor, bei denen Stirnhirnanteile verletzt oder sonstwie in ihren Funktionen beeinträchtigt oder ihrer ganz beraubt waren. Die Befunde sind nicht einheitlich. Es ist dies leicht erklärlich. Einmal sind gewiß in den einzelnen Fällen nicht die gleichen Stirnhirngebiete ausgefallen, und vor allem sind vielfach auch andere Anteile des Gehirnes in Mitleidenschaft gezogen gewesen. Es sind insbesondere Kriegsverletzungen, die es in der letzten Zeit ermöglicht haben, die Bedeutung der Regio frontalis schärfer zu umgrenzen. Zunächst ist hervorzuheben, daß sich ihre Funktionen nicht losgelöst von denen anderer Gehirnteile erfassen lassen. Wenn, wie wir schon mehrfach betont haben, auch eine Aufteilung der gesamten Großhirnrinde in einzelne Felder mit besonderer Struktur und bestimmten Leistungen möglich ist, so ergibt doch erst die

---

[1]) Vgl. hierzu *F. Goltz: Pflügers* Archiv. **34**. 450 (1884); **51**. 570 (1892). — *Großglick:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. (1895). — *H. Munk:* Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wissensch., Berlin 1901. — [2]) *S. J. Franz:* Science. **35**. 321 (1912). — [3]) *O. Kalischer:* Med. Klinik. Nr. 35 (1910). — Vgl. auch *W. Bechterew:* Schweiz. Arch. f. Neurol. u. Psychiatrie. **13**. 61 (1923). — [4]) *Bianchi:* C. r. de congrés internat. de méd. Budapest 1909. — [5]) *David Ferrier:* The functions of the brain. S. 231, 1876; deutsche Übersetzung von *Heinrich Obersteiner*. S. 256, 324. Friedrich Vieweg, Braunschweig 1879.

Zusammenarbeit vieler Einzelorgane eine „Vollfunktion". Wir können, um ein Beispiel dafür zu bringen, wie wenig uns eine Einzelfunktion in vieler Hinsicht besagt, den einzelnen Muskel von dem ihm zugehörigen motorischen Nerven aus reizen oder von ihm aus einen Eigenreflex auslösen und ihn auf diesem Wege zu einer Kontraktion bringen. Wir können dabei beobachten, in welcher Weise sich diese z. B. an den in einem Gelenke zusammenstoßenden Skeletteilen auswirkt. Damit haben wir die Bedeutung des betreffenden Muskels bei der Durchführung bestimmter Bewegungsvorgänge noch lange nicht erkannt, wissen wir doch, daß dann, wenn es zu einer bestimmten Bewegung kommt, eine ganze Reihe von Muskeln beeinflußt wird. Es sei an das Verhalten von Agonisten und Antagonisten erinnert. Genau ebenso können wir ein einzelnes „Organ" des Großhirns für sich betrachten und versuchen, seine besondere Funktion zu ergründen. Seine volle Leistungsfähigkeit kommt jedoch erst dann zum Vorschein, wenn es sich innerhalb der Tätigkeit anderer Teilorgane und im Zusammenklang mit diesen auswirken kann. Fällt ein bestimmtes Rindenfeld aus, dann haben wir es nicht nur mit einem Verlust jener Funktion zu tun, die sich z. B. mittels Reizversuchen feststellen läßt, vielmehr ergeben sich weitere Möglichkeiten von Störungen, weil andere „Zentren" ihre Funktionen nicht voll entfalten können, sofern sie dazu nicht jenes zerstörten Feldes entraten können. Bei Menschen mit Stirnhirnschädigungen werden die folgenden Symptome als besonders charakteristisch angegeben: Mangel an Konzentration der Aufmerksamkeit, euphorische und depressive Verstimmungen, gesteigerte Reizbarkeit. Vor allem fällt der Mangel an Antrieb zu Handlungen auf[1]).

Wir wollen mit voller Absicht nicht tiefer in die Bedeutung dieser Symptome eindringen und nur andeuten, daß bei Störungen innerhalb des Stirnhirns Veränderungen des Temperamentes, Charakters[2]), der Affektabläufe, des Denkvermögens u. s. w. festgestellt werden konnten. Sobald wir uns psychischen Funktionen zuwenden, betreten wir ein gewaltiges Gebiet der Forschung, zu dessen Aufschließung Methoden und Wege Verwendung gefunden haben, die von den uns vertrauten vielfach abweichen. Das, was wir an Funktionen des Organismus bisher zur Darstellung gebracht haben, ist im

---

[1]) Vgl. hierzu *Erich Feuchtwanger:* Die Funktionen des Stirnhirns, ihre Pathologie und Psychologie. J. Springer, Berlin 1923. — Vgl. auch *Broadbent:* Transact. of the royal med. a. chir. soc. 1872. — *David Ferrier:* Die Funktionen des Gehirnes. Deutsche Ausgabe von *Heinrich Obersteiner.* S. 324. Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig 1879. — *P. Flechsig:* Gehirn u. Seele. 1896; Die Lokalisation der geistigen Vorgänge, insbesondere der Sinnesempfindungen. Leipzig 1896. — *C. v. Monakow:* Die Lokalisation im Großhirn und der Abbau der Funktion durch kortikale Herde. S. 874 ff. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1914. Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben. — Vgl. ferner *E. Niessl* u. *Mayendorf:* Arch. f. Psychiatrie. **43.** 1175 (1908). — *W. K. Choroschko:* Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **83.** 291 (1923). — *Kurt Goldstein:* Med. Klinik. **19.** 965 (1923). — *Hans Berger:* Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. **69.** 1 (1923). — *B. Pfeifer:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **77.** 139 (1923). — *Kurt Goldstein:* Klin. Wochenschr. **4.** 294 (1925). — [2]) Vgl. hierzu *Leonore Welt:* Über Charakterveränderungen des Menschen infolge von Läsionen des Stirnhirnes. Leipzig 1888.

wesentlichen mit Methoden errungen, die der Naturforscher und insbesondere der Chemiker und Physiker auch verwendet. Wir haben zwar erfahren, daß mit Erfolg der Versuch unternommen worden ist, auch Leistungen der Großhirnrinde mit naturwissenschaftlichen Methoden anzugehen. Es sei an die Erforschung jener Reflexe erinnert, die deshalb, weil zu ihrer Herstellung besondere Bedingungen erforderlich sind, die Bezeichnung bedingte erhalten haben. So erfreulich und ermutigend die erzielten Ergebnisse auf diesem Forschungsgebiete auch sind, so bleibt doch noch ein gewaltiges Gebiet von Geschehnissen übrig, die wir nur in uns selbst beobachten und verfolgen können. Gewiß spielen sich beim Zustandekommen bestimmter Vorstellungen, bei der Durchführung jenes komplizierten Geschehens, das wir Gedankenbildung nennen, kurz bei allen psychischen Vorgängen, mögen sie auch noch so komplizierter und mannigfacher Natur sein, gleiche Grundvorgänge ab, wie wir sie ganz allgemein bei der Betrachtung der Funktionen des Nervensystems kennengelernt haben. Alle jene Gebiete, in denen jenes Geschehen erfolgt, das in irgendeiner Form psychischer Natur ist, stehen mittels Nervenbahnen mit mannigfachen anderen Teilgebieten des Zentralnervensystems in Beziehung, sei es nun, daß von der Pheripherie aus Erregungen eintreffen, die von primären „Zentren" aus bereits beeinflußt sind, sei es, daß efferente Bahnen bestimmte kortikale Zentren untereinander verknüpfen, und weiterhin Beziehungen durch solche und auch durch afferente Bahngebiete mit Anteilen des Zentralnervensystems zustande kommen, die dem sympathischen und parasympathischen System angehören, in jedem Falle kommt es zur Weitergabe von Erregungen in bestimmter Richtung und zu ihrer Übertragung von einem Teilgebiet des Nervengewebes auf andere seiner Anteile, Vorgänge, die ohne Zweifel den gleichen Gesetzen und Regeln folgen, die für jede Nervenbahn, mag sie gelegen sein, wo sie will, Gültigkeit haben. In den sog. Zentren selbst muß sich im Anschluß an Erregungszuleitungen ein Geschehen entwickeln, das für das einzelne Teilorgan, soweit es sich um sensorische Gebiete handelt, spezifisch ist[1]). Es ist eine reizvolle, jedoch zur Zeit noch schwer lösbare Aufgabe, herauszubekommen, welche Schichten der Hirnrinde für spezifische Funktionen besonders in Betracht kommen, d. h. jeder einzelnen Hirnrindenschicht eine besondere Leistung zuzuerteilen. Ein weiterer Ausbau der Beobachtungen an Personen, die möglichst eng begrenzte Ausfallserscheinungen in diesem oder jenem Sinnesgebiete aufweisen, wird schließlich auch hier weiterführen.

Wir haben seinerzeit mit allem Nachdruck betont[2]), daß für die Art der durch von Sinneszellen ausgehenden Erregungen ausgelösten Empfindungen die sog. Empfindungszentren maßgebend sind. Wir sehen nicht mit der Retina, sondern mit der Area striata und hören nicht mit dem Cortischen Organ, sondern mit dem zugehörigen Schallempfindungszentrum. Wir haben in der Peripherie in der Art und Anordnung der Sinneszellen Analysatoren für bestimmte Reize und zentral gleichfalls solche. Wir geben keinen objektiven Vorgang wieder, wenn wir z. B. von

[1]) Vgl. über die Beziehungen der Erregung des Neurons zu psychischen Vorgängen u. a. *K. Matthaei:* Z. f. Psychol. **94**. 113 (1924). — [2]) Physiologie III, S. 9.

der Wahrnehmung einer Farbe sprechen. Wir zweifeln nicht daran, daß der Farbenempfindung ein solcher zugrunde liegt, und daß bestimmte Beziehungen zwischen dem „objektiven" Reiz und dem zentralen Geschehen vorhanden sind, jedoch haben wir beim Sehen „subjektiv" durchaus nicht den Eindruck, daß strahlende Energie besonderer Art das die Lichtempfindung auslösende Moment darstellt. Wir vermuten, daß den einzelnen Empfindungen Stoffwechselvorgänge bestimmter Art zugrunde liegen. Wir zweifeln nicht daran, daß auch das „Geistige" einen stofflichen Untergrund hat. Gewiß spielen Wechselbeziehungen feinster Art zwischen Ionen eine bedeutsame Rolle und ferner Vorgänge an Zellgrenzschichten unter feinster Einstellung physikalisch-chemischen Geschehens. Mit eingeschlossen sind dabei energetische Vorgänge. Könnten wir diese auf direktem Wege fassen, dann wären wir mit einem Schlage ein großes Stück in unbekanntes Land vorgedrungen. Wir können uns nicht vorstellen, daß die zahlreichen Leistungen des Nervengewebes sich ohne Energieumsatz vollziehen. Wäre er groß, dann würde er ganz andere Anforderungen an den Stoffwechsel stellen, als es in Wirklichkeit der Fall ist. Möglich bleibt, daß im Prinzip ähnliche Verhältnisse, wie in den Muskelzellen in Frage kommen, ja es ist denkbar, daß ein allen Zell- und Gewebsarten gemeinsames Geschehen vorliegt, nämlich in der Richtung, daß ein ganz bestimmtes Energiematerial für jede Zellart charakteristisch ist, und dessen Abbau die spezifischen Funktionen führt, während anderes Material bei der Oxydation Energie zur Verfügung stellt, das fortlaufend aus gebildeten Abbaustufen jenes besonderen Substrates dieses selbst wieder erstehen läßt. Es würden so in der einzelnen Zellart je nach ihren Funktionen immer die gleichen Zwischenstufen entstehen, von denen gewiß jede ihre besondere Bedeutung für das gesamte Zellgeschehen hat. Ferner würde der Energieumsatz in feinster Weise und zugleich im höchsten Maße ökonomisch geregelt. Vielleicht ist es mit eine Aufgabe des sympathischen Systems in den Sinneszellen und allen anschließenden Teilen des einzelnen sensorischen Gebietes, jene Stoffwechselvorgänge zu regeln und Abbau- und Aufbauvorgänge zu leiten, die das spezifische Geschehen und seine Auswirkungen im Nervengewebe bewirken. Es unterliegt für uns keinem Zweifel, daß die Zusammenarbeit von zerebralen und auch spinalen Systemen mit den sympathischen und parasympathischen eine unbedingte Voraussetzung für alle Vorgänge innerhalb des Nervengewebes ist. Wir schälen die einzelnen Systeme aus ihrem Zusammenhang heraus und erstreben eine möglichst scharfe Begrenzung des einzelnen Gebietes und suchen seine besonderen Leistungen möglichst eindeutig zu erkennen. Es wird die Zeit kommen, in der man sympathisches und parasympathisches System aus ihrer Isoliertheit befreien wird. Man wird erkennen, daß sie nicht einfache Antagonisten sind, vielmehr vielfach auch gemeinsame Funktionen vollführen und überhaupt in vieler Hinsicht eng zusammengehören. Darüber hinaus wird man feststellen, daß das Nervengewebe mit seinem ganzen Inhalt insofern eine Einheit darstellt, als die verschiedenartigsten Systeme in der mannigfaltigsten Weise zusammenwirken, wenn an irgendeiner Stelle Gleichgewichte gestört werden, wie es bei der Auslösung eines Erregungsvorganges der Fall ist. Den zerebralen und spinalen

Systemen wird man entsprechende sympathische Anteile hinzugesellen können[1]).

In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß sich von der Großhirnrinde aus zahlreiche Vorgänge im Organismus beeinflussen lassen, die dem sympathischen und parasympathischen Nervensystem unterstehen. Wir sind wiederholt Befunden dieser Art im Laufe der Darstellung jener Funktionen von Organen begegnet, die von den genannten Systemen aus beherrscht werden. Es seien einige der wichtigsten Beobachtungen hervorgehoben. So wurde frühzeitig erkannt, daß von jener Gegend der Großhirnrinde aus, in der beim Hunde die motorischen Zentren für die Flexoren und Rotatoren des Vorderbeins und die Muskeln der Hinterbeine gelegen sind, sich durch Reizung ein Einfluß auf die Temperatur und die Gefäßweite der auf der entgegengesetzten Körperseite liegenden Extremität ausüben läßt[2]). Während durch Reize eine Abkühlung erzielt wurde, ergab die Exstirpation der genannten Gebiete eine Temperatursteigerung[3]). Die Beobachtung ist in Zusammenhang mit dem Erröten und Erblassen bei psychischen Erregungen gebracht worden. Die Einwirkung auf die Blutgefäßweite von der Großhirnrinde aus äußert sich auch am Blutdruck[4]). Es besteht offenbar eine Beziehung von ihr aus zu subkortikalen Zentren, die der Blutdruckregulation dienen[5]). Festgestellt ist eine Beziehung von der Großhirnrinde aus zum Hypothalamus[6]). Von da aus verlaufen Fasern zum Halssympathikus und mit diesem nach der Peripherie. Wir erinnern uns hierbei des wichtigen Umstandes, daß bei willkürlicher Innervation eine Erweiterung der Blutgefäße der Muskulatur eintritt. Gleichzeitig erfolgt zum Ausgleich eine Verengerung von Bauchgefäßen. Ferner wird auch die Milz im Sinne einer Verkleinerung ihres Volumens beeinflußt. Auch die Herz-[7]) und Atemtätigkeit[8]) ist von der Hirnrinde aus beeinflußbar. Endlich liegen Beobachtungen vor, die zeigen, daß die Sekretion der Verdauungsdrüsen und die Muskulatur des Verdauungskanales[9]) von der Großhirnrinde aus beeinflußbar sind. Das

---

[1]) Vgl. hierzu u. a. *S. Küppers:* Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **75.** 1 (1922). — *F. Kraus:* Med. Klin. **18.** 1515 (1922). — *W. R. Hess:* Über die Wechselbeziehungen zwischen psychischen und vegetativen Funktionen. Orell Füssli, Zürich, Leipzig, Berlin 1925. — [2]) *A. Eulenburg* u. *L. Landois:* Zbl. f. d. med. Wissensch. **14.** 260 (1876); Arch. f. path. Anat. u. Physiol. u. klin. Med. **68.** 245 (1876). — [3]) *A. Eulenburg* u. *L. Landois:* l. c. — *E. Hitzig:* Zbl. f. d. med. Wissensch. **14.** 323 (1876). — *W. H. White:* J. of physiol. **11.** 1 (1890); **12.** 233 (1891). — *W. H. White* u. *J. W. Washburn:* J. of. physiol. **12.** 271 (1891). — [4]) *Danilewsky: Pflügers* Archiv. **11.** 128 (1875). — Vgl. hierzu Physiologie 2, Vorlesung 14. — *Bochefontaine:* Archiv. de physiol. 140 (1876); 34 (1883). — *Bechterew* u. *Mislawsky:* Neurol. Zbl. 193 (1886). — *François-Franck:* Leçons sur les fonctions motrices du cerveau. Doin. Paris 1887. — *C. Winkler:* Proceed. royal acad. of sciences. Amsterdam. 133 (1899). — *E. Weber:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 495 (1906); Suppl. 309 (1906). — Vgl. über das ganze Problem insbesondere *J. G. Dusser de Barenne* u. *F. Kleinknecht:* Z. f. Biol. **82.** 13 (1924). — [5]) Vgl. hierzu u. a. *F. T. Rogers:* Americ. j. of physiol. **49.** 271. (1919); **54.** 355 (1920). — [6]) *J. P. Karplus* u. *A. Kreidl: Pflügers* Archiv. **129.** 138 (1909); **135.** 401 (1910); **143.** 109 (1912); **215.** 667 (1927). — [7]) *Balogh:* Jahresber. d. Anat. u. Physiol. (2) 38 (1875). — [8]) Vgl. hierzu Physiologie II, S. 396. — Vgl. auch Physiologie III, Vorlesung 16. — [9]) *Bochefontaine:* Arch. de physiol. 140 (1876); 34 (1883). — *W. Bechterew*

gleiche gilt von der Harnblase[1]), dem Uterus. Auch die Harnabgabe läßt sich von der Großhirnrinde aus beeinflussen[2]).

Wir wollen uns nicht in Einzelheiten verlieren, vielmehr nur ganz allgemein hervorheben, daß zahlreiche Vorgänge, die unter der Herrschaft des sympathischen bzw. parasympathischen Nervensystems stehen, von psychischen Einflüssen abhängig sind. Insbesondere fesseln unser Interesse Beobachtungen der folgenden Art[3]). Wird eine Muskelgruppe innerviert, dann kommt es, wie schon erwähnt, zur Erweiterung

Abb. 200.

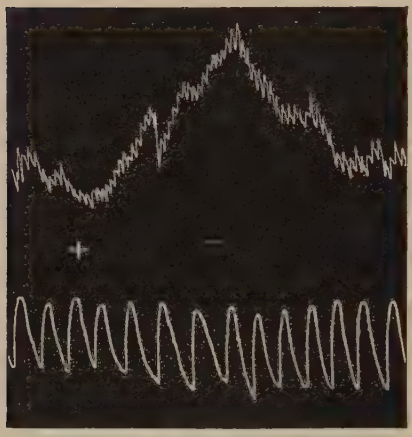


Abb. 201.

Abb. 200. Von + bis — wurde der unermüdete M. biceps kontrahiert. Die obere Kurve gibt das Volumen des Armes wieder, dessen Muskeln in Ruhe blieben. Man erkennt am Ansteigen der Kurve bei + die Zunahme seines Volumens. Die untere Kurve stellt die Atmung dar.

Abb. 201. Volumenabnahme im „Kontrollarm", dessen Muskeln nicht ermüdet sind, nach Kontraktion des ermüdeten M. biceps. Die untere Kurve stellt die Atmung dar.

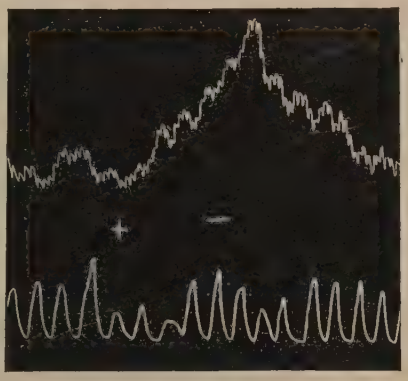
von Blutgefäßgebieten, und zwar nicht nur in den Muskeln, die in Tätigkeit versetzt sind, sondern auch in den übrigen. So beobachtet man bei Kontraktionen der Beinmuskulatur unter anderem auch eine Gefäßerweiterung der Muskulatur der Arme. Sie läßt sich leicht mittels der Aufnahme der Volumenpulskurve verfolgen[4]). Wird nun zunächst eine Kontraktion z. B. der Fußbeuger herbeigeführt, und am Arm das Verhalten der Blutgefäße

---

u. *N. Mislawski:* Neurol. Zbl. **7**. 505, 553 (1888); **8**. 190 (1889); **10**. 481 (1891); **12**. 81 (1893); **19**. 386 (1900); Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl. 243 (1889); 380 (1891). — *W. Borchardt: Pflügers* Archiv **215**. 402 (1926). — Vgl. auch Physiologie I, S. 32. — [1]) Vgl. hierzu Physiol. II, S. 474. Hier finden sich genauere Angaben. — [2]) Vgl. *Rabow:* Arch. f. Psych. u. Nervenkr. **7** (1877). — *Kahler:* Prager med. Wochenschr. Nr. 51 (1885). — *W. Bechterew:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 297 (1905). — *Heilig* u. *Hoff:* Deutsche med. Wochenschr. 1615 (1925). — *Marx:* Klin. Wochenschr. 92 (1926). — *Hans Molitor:* Arch. f. experim. Path. u. Pharm. **113**. 171 (1926). — Vgl. auch *Minko Dobreff*: *Pflügers* Archiv **213**. 511 (1926). — [3]) *E. Weber:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 290 (1914). — [4]) Vgl. hierzu Physiologie II, S. 282.

verfolgt, dann beobachtet man die erwartete Gefäßerweiterung. Jetzt werden die genannten Muskeln ermüdet. Die Folge davon ist, daß nunmehr die Blutgefäße sich verengern. Besonders interessant ist die Feststellung, daß bei Ermüdung einer Muskelgruppe dann eine Volumenabnahme der als Kontrolle dienenden Gliedmaßen erfolgt, wenn die ermüdete Muskelgruppe sich kontrahiert. Werden dagegen nichtermüdete Muskeln in Tätigkeit versetzt, dann erfolgt auch in den ermüdeten eine Gefäßerweiterung[1]). Vgl. hierzu Abb. 200—202[2]). Man erkennt aus diesem Befunde ohne weiteres, daß der verschiedenen Reaktion der Blutgefäße ein zentraler Vorgang zugrunde liegt. Es bleibt noch, zu ergründen, worauf dieser letzten Endes zurückzuführen ist. Es ist wenig wahrscheinlich, daß das in der Medulla oblongata gelegene Vasodilatatorenzentrum bei länger dauernder Kontraktion von Muskeln in seinem Erregbarkeitszustand nachläßt, und so das Vasokonstriktorenzentrum ins Übergewicht kommt. Dagegen spricht schon die zuletzt mitgeteilte Beobachtung, wonach das Verhalten der Blutgefäße ein ganz verschiedenes ist, je nach dem sich ermüdete oder nicht ermüdete Muskeln kontrahieren. Es hat die Annahme viel mehr für sich, daß die Umstellung des Einflusses auf die Blutgefäßweite von zentraler gelegenen Anteilen des Zentralnervensystems aus erfolgt und insbesondere von der Großhirnrinde aus. Weiterhin ist bemerkenswert, daß schon die bloße Vorstellung eines Bewegungsvorganges, ohne daß ihr jedoch eine Muskeltätigkeit folgt, genügt, um Blutgefäßerweiterung hervorzurufen[3]). Vgl. hierzu Abb. 203[4]), S. 568. Sehr interessant ist auch der folgende Befund. Wird bei einer Person die Vorstellung einer Arbeitsleistung mit einem bestimmten Arm erweckt und gleichzeitig ausdrücklich hinzugefügt, daß der andere in Ruhe bleiben soll, dann zeigt der letztere Arm entweder keine Volumenzunahme oder sogar eine Abnahme, während der erstere eine Steigerung seines Volumens aufweist. Vgl. hierzu Abb. 204[5]), S. 569. Daß auch geistige Arbeit auf die Weite der Blutgefäße der Extremitäten Einfluß hat, haben wir schon erfahren[6]), und zwar kommt es zu einer Verengerung, zugleich erfolgt eine Gefäßerweiterung im Splanchnicusgebiet. Auch hierbei kann es zu einer Umkehrung der Reaktion kommen,

Abb. 202.



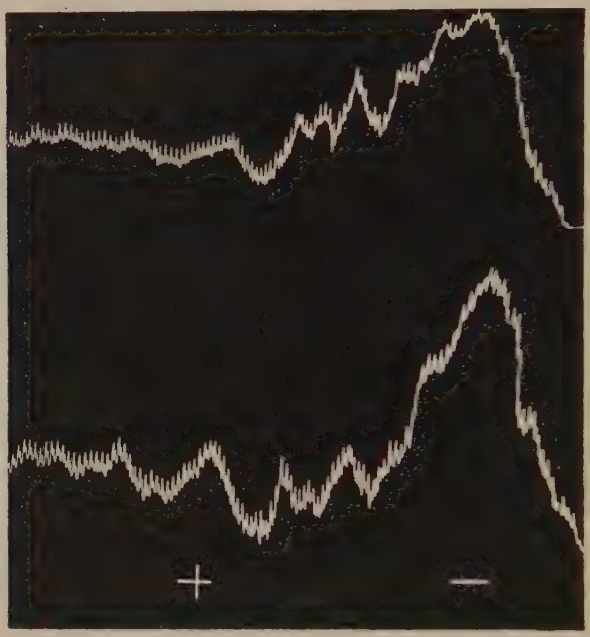
Volumenmessung am ermüdeten Arm bei gleichzeitiger Kontraktion des unermüdeten M. biceps des anderen Armes. Die untere Kurve stellt die Atmung dar.

[1]) *E. Weber:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 305 (1914). — [2]) Entnommen: *E. Weber:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 305 (1914). — [3]) *Ernst Weber:* Der Einfluß psychischer Vorgänge auf den Körper, insbesondere auf die Blutverteilung. J. Springer, Berlin 1910. Hier finden sich zahlreiche Literaturhinweise. — [4]) Entnommen: *Ernst Weber:* Der Einfluß psychischer Vorgänge u. s. w. l. c. S. 242. — [5]) Entnommen: *Ernst Weber:* Der Einfluß psychischer Vorgänge u. s. w. l. c. Zitat [3]). — [6]) Vgl. Physiologie II, S. 341.

wenn Ermüdung — sei es nun körperliche oder geistige — vorliegt. Es braucht nach den gegebenen Darlegungen kaum hervorgehoben zu werden, daß wir in der Art der Antwort der Blutgefäße auf bestimmte Beanspruchungen im Organismus, sei es nun, daß eine körperliche Arbeit ausgeführt oder z. B. längere Zeit gerechnet wird, ein feines Reagens auf Ermüdbarkeit besitzen[1]).

Bemerkenswert ist weiterhin, daß Lust- und Unlustgefühle sich in entgegengesetzter Weise auswirken, und zwar bedingen die ersteren eine Zu- und die letzteren eine Abnahme des Volumens des

Abb. 203.



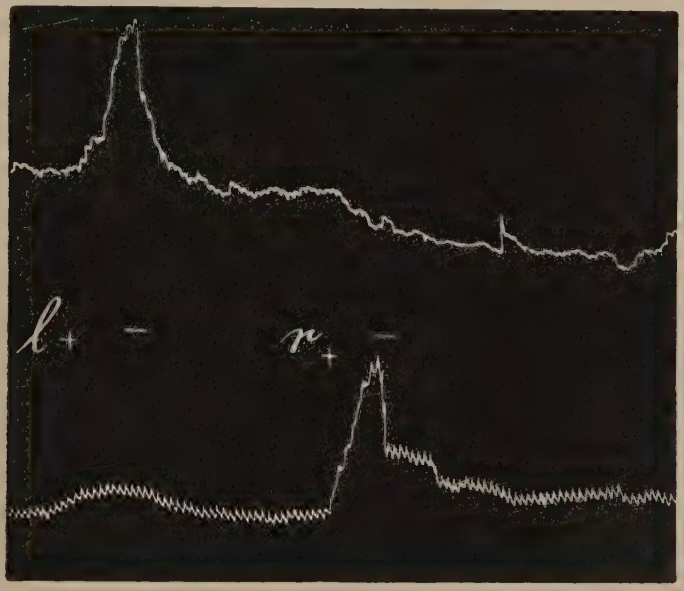
Volumina beider Arme bei Einwirkung der hypnotischen Suggestion einer lebhaften Bewegungsvorstellung von + bis — unter gewöhnlichen Verhältnissen.

Gehirns[2]). Diese Beobachtung ist dahin gedeutet worden, daß Lustgefühle eine gute Durchblutung des Gehirns mit lebhaftem Stoffwechsel des Nervengewebes zur Voraussetzung haben, während Unlustgefühle einem herabgesetzten Stoffumsatz entsprechen. Gewiß ist das Stoff-

[1]) Vgl. hierzu *E. Gellhorn* u. *H. Lewin:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 225 (1913). — [2]) Vgl. hierzu *Alfr. Lehmann:* Elemente der Psychodynamik. Die körperlichen Äußerungen psychischer Zustände. Übersetzt von F. Bendixen. Teil 3. O. R. Reisland, Leipzig 1905. — Vgl. auch Teil 1: Plethysmographische Untersuchungen. 1899 und Teil 2: Die physischen Äquivalente der Bewußtseinserscheinungen. 1901, nebst Atlas. 1. Teil, 1899 und 3. Teil, 1905. In diesem Werke ist ein sehr großes Versuchsmaterial über die hier erwähnten Probleme wiedergegeben. — Vgl. ferner *A. Mosso:* Der Kreislauf des Blutes im Gehirn. Leipzig 1881. — *H. Berger:* Körperliche Äußerungen psychischer Zustände. 2 Bde. G. Fischer, Jena 1904—1907.

wechselgeschehen in quantitativer und qualitativer Hinsicht für viele im Nervengewebe sich vollziehende Funktionen maßgebend, jedoch vermögen wir zur Zeit von ihm allein aus noch keine bestimmten Vorstellungen aufzubauen. Dazu sind unsere Kenntnisse der für das Nervensystem spezifischen Stoffwechselvorgänge noch viel zu dürftige[1]). Dazu kommt, daß ein wesentlicher Faktor für bestimmte Leistungen ohne Zweifel die Reaktion jener spezifischen Substrate bzw. Kombinationen von Zustandsformen (Ionen und im kolloiden Zustand befindliche Teilchen) auf bestimmte Stoffwechselvorgänge ist, deren Veränderungen sich in bestimmten Funktionen auswirken.

Abb. 204.



Beim ersten +Zeichen Suggestion der Vorstellung der Bewegung des linken Armes. Gleichzeitig ist der Befehl erteilt worden, den rechten Arm in der Vorstellung unbewegt zu lassen. Beim zweiten +Zeichen Suggestion der Vorstellung, ausschließlich den rechten Arm zu bewegen.

Veränderungen des Volumens des Gehirns sind unter verschiedenen Bedingungen beobachtet worden. So wurde bei Erregung gesteigerter Aufmerksamkeit eine Volumenzunahme gefunden[2]). Gleichzeitig tritt, wie schon erwähnt, als Ausgleich eine Abnahme des Volumens der Extremitäten ein[3]). Vielleicht wirkt sich die Verschiebung der

[1]) Interessant ist die Beobachtung, daß großhirnlose Tauben den gleichen Stoffwechsel aufweisen, wie normale Tiere der gleichen Art, die im Dunkeln gehalten werden. Erfolgt Belichtung, dann steigt er an. Vgl. *O. Moltschanowa:* Biochem. Z. **179.** 112 (1926). — [2]) *A. Mosso:* Der Kreislauf des Blutes im Gehirn. Leipzig 1881. — *Zoneff* u. *Meumann:* Wundts philosoph. Studien. 45 (1903). — *H. Berger:* Körperliche Äußerungen psychischer Zustände. 2 Bände. G. Fischer, Jena 1904—1907. — [3]) Vgl. hierzu auch *W. Frankfurter* u. *A. Hirschfeldt:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 407 (1909).

Blutverteilung auch in dem Sinne aus, daß die Sinnesorgane der Haut im Anschluß an ihre herabgesetzte Blutversorgung für Reize weniger empfänglich werden. Dadurch werden Ablenkungen ferngehalten, und so die Konzentration der Aufmerksamkeit auf ein bestimmtes Geschehen begünstigt.

Aus den gegebenen Darlegungen erkennen wir, daß sich psychische Vorgänge in mannigfaltiger Weise in körperlichen Vorgängen auswirken. Die Anregung, solchen Beziehungen nachzugehen, ergab sich vielfach aus Erfahrungen des Alltags. Solche stellen die von uns schon früher eingehend geschilderten Auswirkungen von Affekten (Zorn, Wut), von Furcht und Entsetzen, von Lustgefühlen und solchen der Unlust u. s. w. dar. Wir erkennen das Erröten und Erblassen, die Wirkung der Arrectores pilorum[1]), die Erweiterung der Pupille[2]) u. s. w. Wir können ferner die Atemtätigkeit beobachten[3]), ferner den Pulsschlag verfolgen. Endlich können wir auch die Mimik studieren. Auch sie ist ein wertvoller Spiegel psychischen Geschehens. Alle diese Feststellungen führten zu genaueren Untersuchungen über vorhandene Zusammenhänge. Weitere Anregungen gingen vom sog. Gedankenlesen aus. Es handelt sich hierbei um folgendes. Es wird eine Person aufgefordert, ihre Aufmerksamkeit so stark, wie nur möglich, auf eine bestimmte Vorstellung zu konzentrieren. So soll sie z. B. an eine bestimmte Person denken. Der „Gedankenleser" faßt die Person an der Hand an und „errät", an wen sie denkt. Er kann z. B. die anwesenden Personen nennen, oder er fordert die Versuchsperson auf, an diesen vorbeizugehen, wobei er ihr unter Aufrechterhaltung der Berührung mit ihr durch Anfassen der Hand folgt. In diesem Falle kann die unwillkürlich eintretende Hemmung des Schrittes, sobald an jener Person vorbeigegangen wird, an die die Versuchsperson denkt, dem „Gedankenleser" den gesuchten Anhaltspunkt geben. In der Regel spielen beim Erraten dessen, was gedacht wird, in erster Linie unbewußt ausgeführte feine Bewegungen eine Rolle. Es ließ sich das durch Versuche der folgenden Art beweisen. Die Versuchsperson wird aufgefordert, an eine bestimmte Farbe oder an ein bestimmtes Wort zu denken. Mittels besonderer Vorrichtungen wird bewirkt, daß auch ganz geringfügige Bewegungsvorgänge, z. B. der Hand, aufgeschrieben werden können[4]). Jetzt nennt der Versuchsleiter verschiedene Farben oder Namen. Sobald es zur Nennung jener Farbe oder jenes Namens kommt, an die bzw. den die Versuchsperson denkt, treten schwache, unwillkürliche Bewegungen auf. Auch die Registrierung der Atmung kann man zu dem gleichen Zwecke verwenden. Es verrät die Versuchsperson das, woran sie denkt, sobald es genannt wird, durch Veränderung der Atemtätigkeit[5]). In diesem Zusammen-

---

[1]) Vgl. hierzu u. a. *H. Böwing:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **76**. 71 (1923). — [2]) Vgl. z. B. *Schiff:* Arch. f. path. Anat. u. Physiol. u. klin. Med. **27**. 409 (1863). — Vgl. weitere Literatur bei *E. Weber:* Der Einfluß psychischer Vorgänge u. s. w. l. c. Zitat [3]) S. 567. — Vgl. auch *G. Levinsohn:* Z. f. Augenheilkde. **8**. 518 (1902); Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 557 (1902). — [3]) Vgl. hierzu z. B. *A. Mosso:* l. c. Zitat [2]), S. 569. — *Zoneff* u. *Meumann:* l. c. Zitat [2]), S. 569. — [4]) *R. Sommer:* Z. f. Psychol. **16**. 275 (1896). — *Féré:* Sensation et mouvement. 2. Aufl. Paris 1900. — *Lehmann:* l. c. Zitat [2]), S. 568. — [5]) *Karl Köhler* u. *Curt Roos:* Skand. Arch. f. Physiol. **45**. 74 (1924).

hang sei auch der psycho- bzw. neurogalvanischen Reaktion gedacht[1]), die auch ein feines Reagens auf psychische Geschehnisse darstellt. Schließlich sei auch noch auf den Einfluß psychischer Vorgänge auf die Sekretion von Verdauungsdrüsen und die Tätigkeit von Inkretionsorganen hingewiesen[2]). In letzterer Beziehung sei des Einflusses psychischer Vorgänge auf die Inkretionsvorgänge der Schilddrüse und der Nebenniere gedacht[3]). Daß umgekehrt Inkretstoffe psychisches Geschehen beeinflussen, haben wir schon mehrfach erwähnt. Besonders hervorgehoben sei in dieser Hinsicht die Beeinflussung der Abgabe des Adrenalins und des Thyroxins[4]) durch Affektvorgänge und der Einfluß dieser Inkretstoffe auf den N. sympathicus und die unter seinem Einfluß stehenden Zellgebiete. Bekannt sind auch die Einwirkungen psychischer Vorgänge auf die Bewegung des Darmkanales. Freude, Furcht, Zorn, Freßgier u. s. w. können eine hemmende Wirkung auf die Hungerbewegungen des Darmes ausüben[5]). Wir bringen vielfach zum Ausdruck, daß im Zentralnervensystem sich vollziehende Vorgänge „gefühlsbetont" sind. Damit ist ohne weiteres gekennzeichnet, welch gewaltige Bedeutung unser ältester Anteil am Nervensystem an allem Geschehen hat, das wir als psychisch zu bezeichnen gewohnt sind, denn, daß der Sympathikus an allen jenen Vorgängen beteiligt ist, als deren Auswirkung uns bestimmte Gefühle bekannt sind, unterliegt wohl keinem Zweifel mehr. Auch beim ganzen Triebleben ist er führend.

Wir haben bei der Darstellung von Stoffwechselvorgängen, von Funktionen bestimmter Organe u. s. w. in weitgehender Weise die Analyse sprechen lassen. Wir bemühten uns, für jede Zellart bestimmte Leistungen nachzuweisen und sie in Beziehung zu ihrem besonderen Bau zu bringen, ja wir setzten an die Stelle von in Zellen ablaufenden Geschehnissen vielfach den Modellversuch im Reagenzglas und suchten auf diesem Wege, dem Verlauf von Einzelvorgängen besonders nahezukommen. Scheinbar hat dann die biologische Forschung den Gipfelpunkt ihrer Exaktheit erreicht, wenn es gelungen ist, ein bestimmtes Geschehen in Zellen in einem solchen zur Darstellung zu bringen — wir sagen scheinbar, weil ohne jeden Zweifel manche Befunde dieser Art unter Bedingungen erhoben worden sind, die innerhalb des Organismus in dieser Einfachheit nicht vorkommen. Die Einzelvorgänge sind im Zellgetriebe unlösbar mit ungezählten anderen Geschehnissen verknüpft. Es sind Kettenprozesse, die das Zellgeschehen beherrschen. Wir lösen ein Glied nach dem anderen ab und studieren es für sich und versuchen uns dann vorzustellen, wie es sich, eingefügt in das gesamte Geschehen, auswirkt. In diesem Augenblick wird das „Subjektive" herrschend. Wir stellen uns vor,

[1]) Vgl. hierzu Physiologie 1, S. 428. — Vgl. insbesondere *Tarchanoff: Pflügers* Archiv. **46**. 46 (1890). — [2]) Vgl. hierzu Physiologie I, Vorlesung 4—6. — [3]) Vgl. u. a. *Walter B. Cannon:* Bodily changes in pain, hunger, fear and rage. D. Appleton and Comp., New-York u. London 1923. — [4]) Vgl. über den Einfluß des Thyroxins auf den N. sympathicus bzw. auf den von diesem beeinflußten Zellstoffwechsel: *Emil Abderhalden* u. *Ernst Wertheimer: Pflügers* Archiv. **216** (1927). — [5]) Vgl. Physiologie I, S. 45; ferner *Carlson:* The control of hunger in health and disease. S. 15 ff. Chicago 1916. — *E. J. Sinelnikoff: Pflügers* Archiv. **213**. 239 (1926).

daß es so oder so sein könnte. Wir tasten weiter und suchen für diese oder jene Ansicht Stützen. Dabei können wir uns leicht irren. Wir dürfen bei aller Freude und bei aller Genugtuung über das bisher durch jahrhundertelanges zielbewußtes Forschen Erreichte diesen Gesichtspunkt nie aus dem Auge verlieren. Wir werden uns der Lücken in unseren Erkenntnissen in dem Augenblick klar bewußt, in dem wir uns der Synthese zuwenden, d. h., wenn wir den Versuch unternehmen, das ganze Geschehen im Organismus oder auch nur dasjenige in einzelnen Organen oder Zellen als das darzustellen, was es ist, nämlich ein fortlaufend vor sich gehender Kreisvorgang von Abbau- und Aufbauvorgängen mit ihren zahlreichen Auswirkungen, verknüpft mit nie ganz ruhenden Gleichgewichtsstörungen und Einbalancierungen von solchen. Dazu kommt physikalisch-chemisches Geschehen mit seinen Folgeerscheinungen, die sich am Gesamtzustand und demjenigen der einzelnen Zellinhaltsstoffe zeigen. Das Leben als solches möchten wir erfassen! Wir können es be- und umschreiben, jedoch noch nicht in seinem eigentlichen Wesen ergründen! Dabei zweifeln wir keinen Augenblick daran, daß dieselben Vorgänge und Kräfte in den Zellen wirksam sind, denen wir auch in der unbelebten Natur begegnen. Die besonderen Bedingungen in Zellen und Geweben sind es, die ihre für das Leben eigenartigen Auswirkungen hervorrufen. Sie klarzustellen, ist unsere Hauptaufgabe.

Auch alles das, was zum Nervensystem hinzugehört, angefangen von den Sinneszellen bis zu den höchsten Zentren und von diesen hinaus bis zu jenen Organsystemen, die vom Nervensystem aus in ihrer Tätigkeit beeinflußt werden — seien es nun Zellen von Sekretions-, Inkretions- oder Exkretionsorganen oder solche von Muskeln verschiedener Art —, haben wir soweit als nur möglich zergliedert. Wir freuten uns der vorliegenden Fortschritte und behandelten jedes System für sich. Wir betrachteten beispielsweise das Lichtsinnesorgan zusammen mit jenen Gebieten des Nervensystems, in denen Lichtempfindungen zur Entwicklung kommen. Wir erkannten eine schon sehr weit getriebene Lokalisierung, indem wir der peripheren Netzhaut eine zentrale gegenüberstellen konnten. Gewiß wird die Zeit kommen, in der über den jetzigen Stand unseres Wissens hinaus für das Farbensehen bestimmte Anteile der kortikalen Sehsphäre abgegrenzt werden können — aller Wahrscheinlichkeit nach in der zentralen Maculagegend. Es kann uns jedoch diese scharfe Abgrenzung der einzelnen Sinnesgebiete nicht voll befriedigen. Wir wissen, daß jede einzelne Sinnesempfindung in mehr oder weniger inniger Weise mit solchen anderer Art verknüpft ist. Es ist der Gesamterfolg jedes Sinnesreizes, der unser Interesse fesselt[1]). Wir überlassen es zur Zeit den Psychologen und Philosophen, die erforderlichen Synthesen durchzuführen, gewiß zum Vorteil für die Forschung, ebenso sicher aber auch zum Nachteil der Erkenntnis des Wesens der Leistungen des Zentralnervensystems, sofern wir da abbrechen, wo das Psychische und Transzendentale einsetzt. Nun erfordert die

[1]) Vgl. hierzu u. a. auch *K. Goldstein:* Arch. f. Psychiatrie. **74**. 370 (1925); **76**. 84 (1925).

Darstellung der großen Fülle von Beobachtungen auf psychischem Gebiete einen sehr großen Raum, vor allem bedürfte sie, wollten wir nicht allzusehr an der Oberfläche bleiben, eines gründlichen Eingehens auf zahlreiche Grundbegriffe, einer Schilderung der Fragestellungen und der Wege, die zu ihrer Beantwortung eingeschlagen worden sind[1]). Aus diesen Gründen beschränken wir uns auf Ergebnisse, die im wesentlichen mit rein naturwissenschaftlichen Methoden erhalten worden sind, möchten jedoch nicht verfehlen, darauf hinzuweisen, welch grundlegende Bedeutung ein tiefes Eindringen in das von Psychologen erschlossene und fortwährend erweiterte Gebiet insbesondere für jeden Arzt hat. Er soll ja nicht nur den Körper behandeln, sondern auch seine „Seele". Ohne tiefgründige Kenntnis psychischer Vorgänge und der Beeinflussung körperlichen Geschehens durch diese und auch umgekehrt ist eine erfolgreiche Behandlung von Kranken in der Regel nicht möglich.

Von dem Gesichtspunkte eines Zusammenwirkens von vielen Teilorganen bei geistigen und psychischen Leistungen aus müssen wir den Versuch, die Intelligenz auf einen bestimmten Gehirnanteil zu lokalisieren, vollkommen ablehnen. Es kann das Stirnhin nicht „Sitz" der Intelligenz sein, vielmehr ist es die Gesamtentwicklung des Zentralnervensystems und insbesondere des Großhirns, die für ihre Entfaltung maßgebend ist. In der Tierreihe haben wir nicht nur eine mehr und mehr zunehmende Vergrößerung der Regio frontalis vor uns, vielmehr zeigen auch andere Gebiete eine Vorwärtsentwicklung, während andere zurückgehen. Es sei in dieser Beziehung z. B. an das Verhalten der Riechsphäre erinnert. Das, was wir als Intelligenz bezeichnen, stellt nicht etwas fest Umrissenes dar. Wir bemerken z. B., daß bestimmte „Anlagen" in hochentwickelter Weise vorhanden sein können, während im übrigen die Intelligenz sehr zu wünschen übrig läßt. Es kann jemand sehr intelligent und dabei auf musikalischem Gebiet ein Idiot sein! Besonders eindringlich weisen uns bestimmte Talente auf die große Bedeutung angeborener Strukturentfaltung bestimmter Teilorgane der Großhirnrinde hin. Es setzt sich das Talent über alle Hindernisse hinweg durch. Es drängt mit Gewalt zur Entfaltung. Wir stehen vor Wundern! Es sei an Mathematiker erinnert, die schon in frühester Kindheit ihre besondere Begabung zeigten. Es sei ferner musikalischer Genies, die als „Wunderkinder" mit ihrem Spiel die Zuhörerschaft in den Bann ihrer Kunst schlagen, gedacht und endlich auf hervorragende Maler und Zeichner, bei denen ihre besondere Begabung auch frühzeitig offenbar wird, hingewiesen. Es ist verständlich, daß Fälle von besonderen geistigen Leistungen frühzeitig in Beziehung zu einer besonderen Entfaltung bestimmter Stellen des Gehirnes gebracht wurden. Es war insbesondere *Franz Joseph Gall*, der an die Möglichkeit dachte, es könnte bei Personen mit ausgesprochener

[1]) Es sei zum weiteren Studium insbesondere auf *Th. Ziehen:* Leitfaden der physiologischen Psychologie. 12. Aufl., Gustav Fischer, Jena 1924, verwiesen. — Vgl. auch *Wundt:* Grundzüge der physiologischen Psychologie. 15. Aufl. A. Kröner, Leipzig 1922 — *E. Mach:* Die Analyse der Empfindungen und das Verhältnis des Physischen zum Psychischen. 8. Aufl. G. Fischer, Jena 1919.

Begabung diese dadurch zum Ausdruck kommen, daß ein bestimmter Teil des Großhirnes eine besondere Ausbildung aufweist, und zwar dachte er insbesondere an eine solche quantitativer Art[1]). *Gall* ging bei der Prüfung, ob diese Vorstellung richtig sein könnte, durchaus wissenschaftlich vor. Er hörte von einem durch sein großes Rechentalent ausgezeichneten Schüler. Er ließ ihn zu sich kommen und bezeichnete ihm z. B. drei Zahlen, deren jede aus 10—12 Ziffern bestand, und forderte ihn auf, sie zu addieren, zu subtrahieren, zu multiplizieren und schließlich jede davon durch eine dreistellige Zahl zu dividieren. Der Knabe blickte die Zahlen einmal an, sah dann in die Luft und war mit seiner Kopfrechnung früher als erwachsene Personen fertig, welche die Rechnung schriftlich durchführten. *Gall* traf dann noch auf einen zweiten Knaben mit gleichem Talent. Er stellte fest, daß beide Knaben eine beträchtliche Vorwölbung am äußeren Augenwinkel aufwiesen. Er schloß daraus, daß die beobachtete Besonderheit in der Schädelbildung in Zusammenhang mit einer besonders starken Entwicklung des unmittelbar unter jener Stelle liegenden Großhirnanteiles stehen könnte. Er suchte weitere Mathematiker auf und fand das gleiche Kennzeichen. In gleicher Weise suchte *Gall* bei anderen Talenten nach Besonderheiten in der Ausbildung des Schädels. Er gelangte auf diesem Wege zu einer Aufteilung des Gehirnes in Einzelorgane, eine Tat, die zu der damaligen Zeit ein Wagnis bedeutete, galt doch die Lehre des mächtigen *Flourens*, wonach das Gehirn in seinen Funktionen eine Einheit darstellen sollte, als unantastbar. Wenn auch *Gall*, dem damaligen Stand der anatomischen und physiologischen Erforschung des Zentralnervensystems entsprechend, eine recht grobe Vorstellung von der Beziehung bestimmter Funktionen zur Quantität und Qualität des Gewebes, in der sich diese vollziehen, hatte, so bleibt ihm auf jeden Fall das Verdienst, ein Problem aufgeworfen zu haben, das heute noch fruchtbar ist, nur denken wir jetzt bei der Ausbildung bestimmter geistiger Leistungen über das Durchschnittsniveau hinaus mehr an eine Weiterentwicklung in der Struktur bestimmter Schichten von Einzelorganen der Großhirnrinde und berücksichtigen auch, daß eine bestimmte Stelle des Gehirns dadurch zu umfassenderen Leistungen befähigt wird, daß ohne äußeres Hervortreten einer größeren Masse durch eine vermehrte Ausbildung von Windungen eine größere Gesamtoberfläche geschaffen werden kann[2]). Wir verfügen über genaue Sektionen von Gehirnen zahlreicher hervorragender Gelehrter, ohne daß es jedoch bisher gelungen wäre, auf Grund der makroskopischen und mikroskopischen Untersuchung in jedem

---

[1]) *F. J. Gall* (zum Teil mit *G. Spurzheim*): Anatomie et physiol. du système nerveux (4 Vol.) Paris 1810—1818; Sur les fonctions du cerveau et sur celles de chacune de ses parties. Paris 1822—1826. — Vgl. auch *P. J. Moebius:* Über die Anlage zur Mathematik. Joh. Ambros. Barth, Leipzig 1900; Über Kunst u. Künstler. Joh. Ambros. Barth, Leipzig 1901. — [2]) Über Vererbung von Gehirnfurchen vgl. *J. P. Karplus:* Variabilität und Vererbung am Zentralnervensystem des Menschen und einiger Säugetiere (Familienuntersuchungen mit Berücksichtigung von Geschlecht und Entwicklung). 2. Aufl., Franz Deuticke, Leipzig u. Wien 1921. — Vgl. auch über Gehirnentwicklung *E. Landau:* Anatomie des Großhirns. Formanalytische Untersuchungen. Ernst Bircher, Bern 1923. — Vgl. auch *H. Klaatsch:* Korrespondenzblatt der deutschen Gesellsch. f. Anthropol., Ethnologie u. Urgeschichte. **42.** Nr. 8/12, Aug./Dez. 1911.

Falle die zutage getretenen besonderen geistigen Leistungen zu kennzeichnen. Es bedarf zu eindeutigen Schlußfolgerungen einer bedeutend größeren Anzahl von Untersuchungen, namentlich auch an Gehirnen von solchen Personen, bei denen keine besonderen geistigen Leistungen zu bemerken waren. Hervorgehoben sei, daß bereits in mehreren Fällen an Gehirnen von besonders begabten Persönlichkeiten an bestimmten Stellen ein auffallend großer Reichtum an Windungen festgestellt werden konnte. So berichtet *Hansemann*[1]), daß das Gehirn von v. Helmholtz eine besonders starke Gliederung der Gyri aufwies. Insbesondere war der Frontallappen stark entwickelt. Die Gyri dieses Hirnteiles waren durch tiefe Querfurchen so geteilt und geschlängelt, daß es Mühe kostete, die sonst an dieser Stelle vorhandenen Gyri und Sulci zu unterscheiden. Ferner war die Gliederung der Gyri prae- und postcentrales eine reiche, jedoch nicht übermäßige. Ungewöhnlich entwickelt war weiterhin der hintere Abschnitt der ersten Schläfenwindung (Gegend des kortikalen Schallempfindungszentrums) und insbesondere das Gebiet zwischen Gyrus supramarginalis und der 3. Okzipitalwindung. Am auffallendsten war die Entwicklung des Praecuneus. Wir erkennen aus diesen kurzen Hinweisen, daß hauptsächlich in jenen Gegenden der Großhirnrinde eine besonders reiche Entwicklung zu bemerken war, die in Beziehung zu besonderen geistigen Funktionen gebracht werden können, und insbesondere sind es auch solche Gebiete, die wir noch als sog. Assoziationszentren kennenlernen werden.

Da in der Tierreihe das Gewicht des Gehirnes im allgemeinen mit der Entwicklung der Intelligenz ansteigt[2]), dachte man daran, daß besonders intelligente Menschen durch ein besonders hohes Hirngewicht ausgezeichnet sein könnten. Dazu ist zu bemerken, daß wir mit dem Gehirn neben Zellen verschiedener Art — Nervenzellen[3]), Gliazellen — auch die ganzen Nervenbahnen, Blutgefäße u. s. w. mit zur Wägung bringen. Vor allem wird auch das ganze motorische System mitgewogen. Dieses kann ganz verschieden mächtig sein. Die Erfahrung hat gezeigt, daß aus dem Gehirngewicht als solchem Schlüsse auf seine geistigen Leistungen nicht möglich sind[4]). Es ist eben nicht die Masse als solche maßgebend, vielmehr

---

[1]) *David Hansemann:* Z. f. Psychol. u. Sinnesphysiol. **20.** 1 (1899). — [2]) Vgl. hierzu *Eugène Dubois:* Bull. de la soc. d'anthropologie de Paris. **9.** (4). 337 (1897); Verslagen d. afdeel. Natuurk., kgl. Akad. d. Wissensch., Amsterdam. **33.** 319 (1924). — *Arthur Keith:* J. of anat. and physiol. **29.** 282 (1895). — *Alex. Brandt:* Biol. Zbl. **18.** 475 (1898). — Vgl. vor allem auch die Zusammenstellung bei *Th. Ziehen* im Handbuch der Anatomie des Menschen. Nervensystem. **4.** (1.—3. Abt.) 12. G. Fischer, Jena 1899. — *Edinger:* Vergleichende Anatomie des Zentralnervensystems. 5. Aufl. Vogel, Leipzig 1909. — *Apelt:* Deutsche Ztschr. f. Nervenheilk. **35.** 306 (1908). — *B. H. Latimer:* J. of. comp. neurol. **38.** 49 (1924). — [3]) *Hans Berger* (Arch. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie **69.** 46 [1926]) berechnet die Gesamtzahl der Zellen der Großhirnrinde des Menschen auf rund 5.500,000.000. — Vgl. auch *Eug. Dubois:* Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Amsterdam. **22.** 665 (1920). — [4]) Vgl. u. a. *E. Huschke:* Schädel, Hirn und Seele. Jena 1854. — *Rudolph Wagner:* Über die typischen Verschiedenheiten der Windungen der Hemisphären und über die Lehre vom Hirngewicht mit besonderer Rücksicht auf die Hirnbildung intelligenter Männer. Göttingen 1860. — *Meynert:* Vierteljahrschr. f. Psychiatrie, **1.** 125 (1867). — *Mies:* Korrespondenzbl. der deutschen Gesellsch.

kommt es auf die Ausbildung der Struktur des Nervengewebes und vor allem auch auf den Gehalt an Nervenzellen, die an und für sich ja nur einen kleinen Anteil am Gesamtgewicht des Gehirns haben, und ferner auf die Ausbildung von Beziehungen zwischen einzelnen der Teilorgane an. Es ist das Verhältnis des nervösen Rindengraus zu der Gesamtmasse der Zellen der Rinde als Maß für die Organisationshöhe des Gehirns in Vorschlag gebracht worden[1]). Es beträgt bei uns 559·8 : 21·5 = 26. Gelingt es dereinst, mit bestimmten Schichten und in diesen wiederum mit bestimmten Zellarten bestimmte Funktionen zu verknüpfen, dann wird ohne Zweifel die Frage der Beziehung der Gehirnentwicklung in einzelnen seiner Anteile zu bestimmten geistigen Leistungen eine bestimmtere Antwort erhalten, als es jetzt der Fall ist. Bemerkenswert ist, daß im allgemeinen trotz der Ungleichwertigkeit beider Großhirnhemisphären keine ausgesprochene Asymmetrie zwischen beiden zugunsten der einen oder anderen gefunden wird, jedoch konnte bei hervorragenden Persönlichkeiten eine solche festgestellt werden, und zwar bei Rechtshändern eine bessere Ausbildung der linken und bei Linkshändern — z. B. bei Menzel — der rechten Hemisphäre[2]). In der folgenden Übersicht sind einige Gewichte von Gehirnen von geistig hochstehenden Persönlichkeiten mitgeteilt. Dazu ist zu bemerken, daß als Durchschnittsgewicht des Gehirns eines Europäers 1375 *g* angegeben werden.

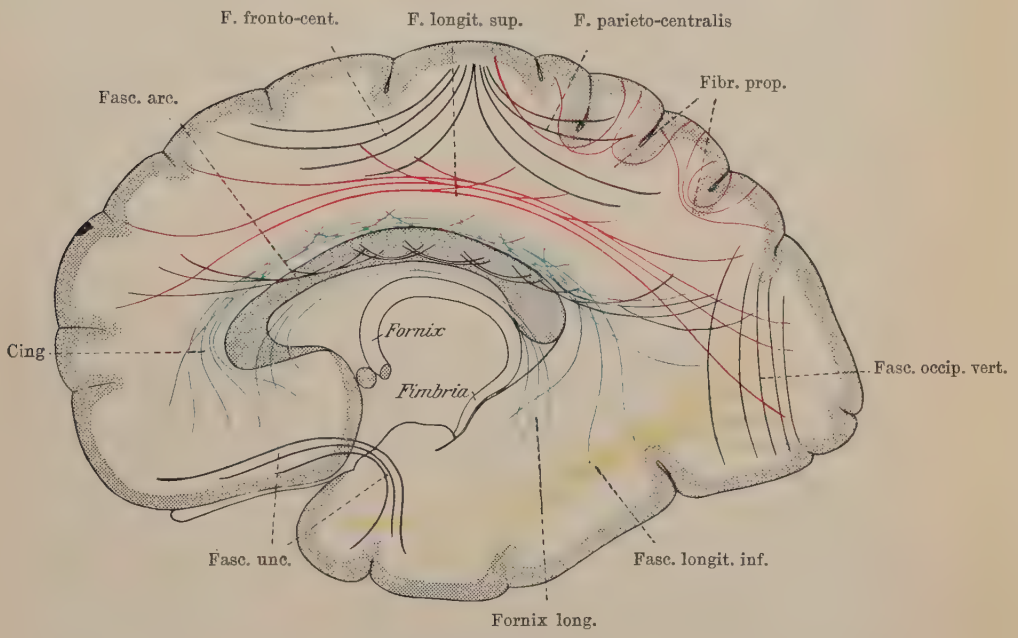
Gehirn von	Gewicht in Gramm	Gehirn von	Gewicht in Gramm
Byron	2238	Gauss	1492
Cromwell	2233	Helmholtz	1430
Turgenjeff	2012	Franz Schubert	1420
Cuvier	1830	Pettenkofer	1320
Abercrombie	1780	Harley (Physiologe)	1238
Korsakoff	1603	Hausmann (Mineraloge)	1226
Werner v. Siemens	1600	Ignaz Döllinger	1207
Bojewnikoff	1520	Gall	1198
Dirichlet	1520		

---

f. Anthropol., Ethnol. u. Urgeschichte. Nr. 10 (1894). — *Th. L. W. v. Bischoff:* Das Hirngewicht des Menschen. Neusser, Bonn 1880. — *David Hansemann:* (Gehirn von v. Helmholtz) Z. f. Psychol. u. Sinnesphysiol. **20**. 2 (1899); Gehirn von Mommsen, Bunsen, Menzel. Stuttgart 1907. — *Marchand:* Hirngewicht des Menschen. Leipzig 1902. — *Warncke:* J. f. Psych. u. Neurol. **13**. (1908). — Vgl. auch *H. Vogt* im Handbuch der Neurologie (herausgeg. v. *M. Lewandowsky*) **1**. 127. J. Springer, Berlin 1910. Hier finden sich zahlreiche Angaben über Gehirngewichte zusammengestellt (nach Alter, Geschlecht u. s. w.). — Vgl. von neueren Arbeiten *Otto Hauger:* Anat. Anz. **179**. (1). 579 (1921). — *Louis Lapicque:* J. de psychol. **19**. 5 (1922). — *B. Dahlberg:* Upsala läkareförenings förhandl. **28**. 351 (1923). — *Friedrich Maurer:* Das Gehirn Ernst Haeckels. G. Fischer, Jena 1924. — *C. U. Ariëns Kappers:* Verslag d. afdeel. natuurk; kgl. akad. v. Wetensch., Amsterdam. **34**. 709 (1925). — *A. Kapustin:* Gehirne von Kojewnikoff, Korsakoff, Bachemétieff. Neurol., Neuropathol., Psychol., Psychiatria. Festschr. f. *G. Rossolimo*. 99 (1925). — Sehr interessant sind auch die Messungen der Flächen der einzelnen Anteile des Rückenmarks. Vgl. hierzu *Stilling;* Neue Untersuchungen über den Bau des Rückenmarks. S. 379. Cassel 1859. — Über das Verhältnis von Kleinhirn- und Gesamthirngewicht vgl. *C. U. Ariëns Kappers:* Verslag d. afdeel. natuurk., kgl. akad. v. Wetensch., Amsterdam. **34**. 1054 (1925); Psychiatr. en neurol. bladen. 106 (1926). — [1]) *Economo:* Klin. Wochenschr. Nr. 14 (1926). — [2]) Vgl. hierzu *Riese:* Münchener med. Wochenschr. **73**. 1383 (1926).

Die Annahme mannigfaltiger Beziehungen zwischen den Einzelorganen der Großhirnrinde erfordert bestimmte Nervenbahnen, die dem Zwecke, diese zu vermitteln, dienen. Sie sind in der Tat vorhanden. Sie sind Assoziationsbahnen genannt worden. In Abb. 205 sind solche in schematischer Weise dargestellt. Man hat kurze und lange Assoziationsbahnen unterschieden. Mit dieser rein morphologischen Einteilung ist uns wenig gedient. Wir müssen eine solche anstreben, durch die bestimmte Funktionen zum Ausdruck

Abb. 205.



Die langen Assoziationsbahnen.
Nach *v. Monakow*.

kommen. *Brodmann*[1]) hat vorgeschlagen, intraareale, interareale und interregionale Systeme zu unterscheiden. Die ersteren verbinden Anteile des gleichen Rindenfeldes miteinander. Die zweite Art von Bahnen dient der Verknüpfung zweier oder mehrerer Rindenfelder der gleichen Hauptzone. Die interregionalen Systeme endlich stellen Beziehungen zwischen größeren regionalen Hauptzonen her. Die kurzen Assoziationsbahnen verbinden benachbarte Windungen oder Anteile der gleichen Windungen untereinander. Sie nehmen ihren Ursprung hauptsächlich von den Seitenflächen der Windungen, während die Projektionsfasern, welche Anteile der Hirnrinde mit tiefer gelegenen

[1]) *Brodmann* in: Die allgemeine Chirurgie der Gehirnkrankheiten (redig. von *F. Krause*). 1. 122. Ferd. Enke, Stuttgart 1914.

Anteilen des Zentralnervensystems (Corpus striatum, Thalamus, Regio subthalamica, Corpora quadrigemina, Pons, Medulla oblongata, Rückenmark) verknüpfen, und die Balkenfasern, auf die wir noch zurückkommen, ihrer Kuppe angehören[1]). Die langen Assoziationsbahnen haben wir zum Teil schon kennengelernt. Sie verbinden weiter voneinander entfernte Rindenanteile miteinander. Die Hauptverbindungen verlaufen vom Frontallappen zum Temporal-Okzipitallappen und ferner zwischen Okzipital- und Temporallappen, zwischen Orbitalfläche und dem Temporalpol, sowie zwischen der Zentralregion und den angrenzenden parietalen und frontalen Windungen. Die wichtigsten Assoziationsbahnen sind in Abb. 205, S. 577, dargestellt. Namentlich aus der spät eintretenden Markausbildung[2]), zum Teil auch aus Beobachtungen von Ausfallserscheinungen nach Veränderungen in entsprechenden Großhirnrindenanteilen ist auf das Vorhandensein sog. Assoziationszentren geschlossen worden. In ihnen sollen höhere geistige Verrichtungen vor sich gehen. Man hat auch von Denkorganen gesprochen. Es ist ein frontales, ein parieto-temporales und ein insuläres Assoziationszentrum unterschieden worden. Es ist fraglich geworden, ob man berechtigt ist, besondere Stellen im Gehirn anzunehmen, in denen sich in gewissem Sinne Teilorgane der Großhirnrinde auswirken[3]).

Außer Bahnen, die Teilorgane der Großhirnrinde untereinander in Verbindung bringen und in diesen selbst Beziehungen knüpfen, sind nun noch solche vorhanden, welche die beiden Großhirnhemisphären miteinander verknüpfen. Es geschieht dies durch die Kommissurenfasern. Sie umfassen den Balken (Radiatio corporis callosi) mit seinen Anteilen (pars frontalis, pars parietalis, pars temporalis und pars occipitalis), die Commissura anterior und die Commissura hippocampi. Die beiden letzteren Faserzüge verknüpfen die dem Rhinencephalon zugehörenden Gebiete. Die Commissura anterior enthält eine Pars anterior bzw. olfactoria und eine Pars posterior bzw. interhemisphaerica. Der erstere Faseranteil bringt die beiden Lobi olfactorii miteinander in Beziehung. Die Pars interhemisphaerica wird durch einen Faserzug gebildet, der beide Gyri hippocampi miteinander verbindet. Die Commissura hippocampi (auch Fornix transversus bzw. Lyra Davidis genannt) endlich stellt eine Verbindung zwischen beiden Ammonshörnern her. Der Balken (Corpus callosum, Commissura cerebri magna) ist in seiner Entwicklung von derjenigen des Neopalliums abhängig. Er stellt seine Kommissur dar. Manche Gebiete, wie die Striae Lancisii, die Fasciola cinerea, das Psalterium, die auf dem Balken des Menschen aufliegen, erinnern an die Anlage von Gehirnanteilen, die beim Vierfüßer eine mehr oder weniger überragende Bedeutung besitzen, jedoch bei uns an solcher mit der Erwerbung des aufrechten Ganges eingebüßt haben. Es sind dies jene Gehirnteile, die der Geruchsempfindung dienen. Mit dem

[1]) Vgl. u. a. über solche Fasersysteme *M. Minkowski:* Schweizer Archiv f. Neurol. u. Psychiatrie. **12**. 71. 227 (1923); **14**. 255 (1924); **15**. 97 (1924). — [2]) Vgl. *P. Flechsig:* Gehirn und Seele. Leipzig 1896; Die Lokalisation der geistigen Vorgänge. Leipzig 1896; Anatomie des menschlichen Gehirns und Rückenmarks auf myelogenetischer Grundlage. Leipzig 1920. — [3]) Vgl. zu diesem Probleme u. a. *Niessl v. Mayendorf:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 283 (1920).

Rückgang des „Riechhirnes" entfalten sich andere Gebiete des Großhirnes mehr und mehr, und zwar insbesondere seine frontalen und okzipitalen Anteile. Die Weiterentwicklung des Balkens läßt sich von den Marsupialiern bis zu den Affen und zu uns fortlaufend verfolgen. Die anthropomorphen Affen zeigen einen bedeutend weniger mächtigen Balken als die Neger und diese wiederum stehen in dessen Entfaltung hinter den weißen Völkern zurück. Eine besondere Mächtigkeit des Balkens ist wiederholt bei Personen mit großer Intelligenz gefunden worden.

Der Balken bildet die mächtigste Kommissur, die wir im Gehirn besitzen. In ihm verlaufende Fasern stellen Beziehungen zwischen bestimmten Anteilen der beiden Großhirnhemisphären her. Über die Bedeutung der Balkenfasern belehren uns einerseits Versuche an Tieren, vor allem jedoch Erfahrungen an Menschen, bei denen innerhalb des Balkengebietes Veränderungen — Blutungen, Geschwülste, Verletzungen — vorhanden waren. Da bei uns der Balken seine höchste Entwicklung erlangt hat, ist zu erwarten, daß seine Funktionen besonders ausgesprochene und auch mannigfaltige sind, wobei wir uns bewußt bleiben, daß ihm nicht die Bedeutung einer Zusammenfassung von zentralen Stellen zukommt, vielmehr sind es ausschließlich Bahnen, die ihn durchziehen, und die bei Störungen Unterbrechungen erfahren können. Zunächst sei erwähnt, daß eine ganze Reihe von Fällen beobachtet ist, bei denen der Balken fehlte. Darunter befinden sich solche, bei denen während des Lebens keine auffälligen Erscheinungen zu beobachten waren. Vielfach fanden sich jedoch Störungen. Insbesondere war die Intelligenz herabgesetzt. Weder kann der Befund, daß bei Balkenmangel keine besonderen Erscheinungen zu beobachten waren, die Bedeutung der Commissura magna cerebri einschränken, noch dürfen wir aus dem Umstande, daß vielfach bei ihrem Fehlen Idiotie vorhanden war, schließen, daß die Unversehrtheit der durch den Balken verlaufenden Bahnen für höhere geistige Leistungen eine Hauptbedingung darstellt. Im ersteren Falle besteht die Möglichkeit, daß andere Bahnen die erforderlichen Beziehungen zwischen beiden Großhirnhemisphären übernommen haben, d. h., daß sich eine Anpassung herausgebildet hat. Es bleibt auch noch die Möglichkeit, daß eine Hemisphäre die gesamten Funktionen übernimmt, und die andere im wesentlichen ohne solche bleibt. In diesem Fall müßte die tätige Hemisphäre über Beziehungen zu beiden Körperhälften verfügen, d. h. mittels gekreuzter und ungekreuzter Bahnsysteme mit Sinnesorganen und Muskelgebieten u. s. w. verknüpft sein[1]). Beim Zusammentreffen von Idiotie und Balkenmangel bleibt die Frage offen, ob nicht anderweitige Entwicklungsstörungen die Grundlage für die mangelhafte Entwicklung der Intelligenz abgegeben haben. Das Fehlen von Balkenfasern kann mit der Nichtausbildung von ihnen zugehörigen Zentren in Zusammenhang stehen.

Sehen wir zunächst zu, was uns die Tierversuche über die Funktionen der im Balken vereinigten Bahnen lehren. Es liegen Reiz- und Exstirpationsversuche und endlich solche Untersuchungen vor, bei

[1]) Vgl. hierzu *J. Wilh. Hultkrantz*: Upsala läkareför förlandl. **26**. H. 5/6 (1921).

denen durch einen Längsschnitt durch den Balken beide Großhirnhemisphären voneinander weitgehend isoliert wurden. Beim Hunde wurden nach Balkenlängsdurchschnitten Apathie, Verlust des Antriebes zu spontanen Handlungen, Vergessen von Übungen und ferner Apraxie festgestellt[1]). Ähnliche Beobachtungen wurden auch an Katzen und Affen gemacht. Die letzteren wurden vor der Operation angelernt. Sie mußten mit der linken vorderen Extremität an einem an einer Schnur befestigten Ring ziehen und sich dadurch den Zugang zum Futter frei machen[2]). Unmittelbar nach erfolgter Verletzung des Balkens zeigten sich je nach dem Umfang des Eingriffes verschieden schwere Störungen. Die operierten Tiere wiesen solche beim Gehen auf. Sie brachten die Extremitäten in abnorme und unbequeme Stellungen. Es traten ferner hemiplegische und hemiparetische Störungen auf. Diese verschwanden bald, während die erwähnten apraktischen Symptome blieben. Die Tiere hatten verlernt, den Ring zu ergreifen. Nach etwa zwei Wochen verschwanden alle Ausfallssymptome wieder. Von besonderer Wichtigkeit ist, daß diese stets auf der der verletzten Balkenstelle entgegengesetzten Körperseite auftraten. Wird nach erfolgter Erholung von neuem eingegriffen, und zwar auf der entgegengesetzten Seite, wie das erste Mal, dann treten die gleichen Symptome, wie nach der ersten Operation, in Erscheinung. Je weiter nach vorne zu der Balken verletzt wird, umsomehr beschränken sich die Ausfallserscheinungen auf die vordere Extremität. Umgekehrt wird die hintere um so ausschließlicher in Mitleidenschaft gezogen, je weiter nach hinten zu die Balkenverletzung liegt[3]). Bei Reizversuchen mit schwachen Induktionsströmen konnten Bewegungen ausgelöst werden. Wurde fortlaufend vom Genu bis zum Splenium gereizt, dann erfolgten solche des Kopfes, der Augen, der Finger, der Schultern, des Rumpfes und bei Reizung des hintersten Teiles des Balkens solche der Beine[4]). Diese Beobachtungen sprechen dafür, daß von der motorischen Rindengegend der einen Seite Bahnen nach der anderen ziehen. Wir erkennen an dem auf bestimmte Körpergegenden beschränkten Einfluß der Verletzung bzw. Reizung verschiedener Gebiete des Balkens den verschiedenen Verlauf der von bestimmten Rindengegenden ausgehenden Bahnen. Es wird durch die Verknüpfung bestimmter Rindenfelder beider Hemisphären die Zusammenarbeit insbesondere der Extremitäten gesichert. Es ist von großem Interesse, daß auch beim Menschen nach Balkenverletzungen oft Gleichgewichts- und Gehstörungen zur Beobachtung gekommen sind[5]). Man hat sogar

---

[1]) *Muratow:* Neurol. Zbl. 714 (1893). — *Levy-Valensi:* Presse méd. Nr 8. (1911). — [2]) *G. R. Lafora* u. *M. Prados y Such:* Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **84.** 617 (1923). — Vgl. hierzu *W. Trendelenburg* u. *Fr. Hartmann:* Z. f. d. ges. exper. Medizin. **54.** 578 (1927). Diese beiden Forscher konnten nach Balkendurchschneidung bei Katzen und Affen keine Abweichungen vom Normalen selbst bei der Durchführung komplizierter Bewegungen feststellen. — [3]) Es fehlt nicht an Mitteilungen, wonach nach Verletzung des Balkens keine besonderen Erscheinungen bemerkbar waren. Vgl. z. B. *Muratoff:* Neurol. Zbl. 714 (1893). — *Koranyi: Pflügers* Archiv. **47.** 35 (1896). — *Lo Monaco:* Riv. di patol. nerv. **2.** 145 (1897). — [4]) *Mott* u. *Schäfer:* Brain. **13.** 174 (1890). — *Sherrington:* J. of physiol. **17.** 27 (1894). — [5]) Vgl. Literatur hierzu bei *G. Mingazzini:* Der Balken. J. Springer, Berlin 1922. — Vgl. z. B. *Zingerle:* Arch. f. Psychiatrie. **30.** 400 (1898).

von einer „Balkenataxie“ gesprochen. Ganz besonders fesseln unser Interesse Fälle von gut lokalisierten Veränderungen im Balkengebiet, bei denen ganz bestimmte Störungen nachweisbar waren. So wurden z. B. bei fast vollständiger Zerstörung des vorderen Drittels des Balkens und Degeneration der Lamina media des mittleren Balkenteiles ausschließlich dyspraktische Störungen der Glieder der linken Seite beobachtet[1]). In einem anderen Falle konnte ausgeprägte Apraxie bei Bewegungen des Gesichtes und der Zunge festgestellt werden. Bei der Sektion fand man eine vollständige Zerstörung des vorderen Drittels und eine teilweise Atrophie des mittleren Teiles des Balkens. Aus dieser Beobachtung ergibt sich mit großer Wahrscheinlichkeit, daß im vorderen Drittel des Balkens und wahrscheinlich auch in der Lamina dorsalis und ventralis Bahnen verlaufen, welche die Eupraxie der Gesichtsmuskulatur und der Zunge beherrschen, d. h. es ergänzen sich die beiden Hemisphären bei den die Mimik und die Zungenbewegungen beherrschenden Vorgängen. Es sind ferner bei Veränderungen im Balkengebiet vielfach Störungen in der Sprachfunktion festgestellt worden[2]). Es ist daraus geschlossen worden, daß das motorische Sprachzentrum der linken Hemisphäre (Rechtshänder!) mit dem der rechten in Beziehung steht. Wir haben seinerzeit darauf aufmerksam gemacht, daß zwar das eine Sprachzentrum die unbedingte Führung hat, jedoch ist das der anderen Seite auch beteiligt[3]). Nun haben wir ferner erfahren, daß das motorische Sprachzentrum mit dem sensorischen eine Einheit darstellt. Weiterhin haben wir darauf hingewiesen, daß man sich die Abgrenzung jener Anteile des Zentralnervensystems, die an der Bildung der Sprache, dieses Neuerwerbes von höchster Bedeutung des Menschen, beteiligt sind, nicht schematisch auf die genannten Zentren und ihre Verbindungsbahnen beschränkt denken darf. Wir haben bereits darauf hingewiesen, daß bei Veränderungen im Kleingehirngebiet Störungen in der Sprachbildung eintreten können (vgl. S. 93). Der Umstand, daß Veränderungen im vorderen und auch im mittleren Balkengebiet von Dysarthrien und bisweilen auch von Skandieren begleitet sein können, zeigt, daß noch weitere Momente bei dem Vorgang des Sprechens mitwirken. Es findet ein Austausch von Bewegungsvorstellungen und sonstigem Erlernten und in Form von Erinnerungen Festgelegtem zwischen beiden Hemisphären statt. Der ganze Vorgang des Sprechens ist ein ungewöhnlich komplizierter. In rascher Folge werden ungezählte Impulse in fein abgestufter Weise ausgesandt. Wir können fließend sprechen und betonen dabei bestimmte Worte und Satzteile, schalten die Monotonie auch durch verschiedenen Tonfall aus u. s. w. All das vollzieht sich, ohne daß wir genauere Überlegungen dazu brauchen. Ein großer Teil von Teilorganen unseres gesamten Gehirnes ist in Tätigkeit, wenn wir sprechen. Unsere „Seele“ klingt in der Sprache mit! Neben

---

[1]) *Mingazzini* u. *Ciarla:* Österr. Jahrb. f. Psychiatrie. **90**. (1919). — Vgl. auch *Arthur Lippmann:* Arch. f. Psychiatrie. **43**. 1193 (1908). — *Kroll:* Z. f. d. ges. Neurol. **2**. 315 (1910). — *Fritz Hartmann:* Monatsschr. f. Psychiatrie. **21**. 97 (1907). — [2]) Vgl. hierzu u. a. *K. Goldstein:* Ergebnisse der Neurologie. **2**. Heft 3 (1917). — *M. Minkowski:* Schweiz. Arch. f. Neurol. **18**. 328 (1926). — [3]) Physiologie III, 363.

kortikalen Zentren greifen auch subkortikale ein und bedingen, daß das von dem motorischen Sprachzentrum der einen Hemisphäre beherrschte Zusammenwirken zahlreicher Muskelgebiete beider Körperseiten koordiniert erfolgt.

Es ist weiterhin beobachtet worden, daß bei Verletzungen des Balkens bei Rechtshändern Apraxie der linken Hand eintritt. Es empfängt offenbar das rechte Rindenzentrum der genannten Hand von der linken Hemisphäre mittels im Balken verlaufender Fasern Impulse für die Intentionsbewegungen. Es wird auf diesem Wege eine Zusammenarbeit beider Hände bei vielen Handlungen vermittelt. Weitere den Balken durchziehende Faserzüge verbinden sensorische Zentren miteinander. So wird das Licht- und Schallwahrnehmungszentrum der linken mit der rechten Hemisphäre und umgekehrt verknüpft. Das gleiche gilt von den übrigen sensorischen Rindenzentren. Das Zusammenklingen der von Sinnesorganen den einzelnen Zentren übermittelten Erregungen mit den ihnen folgenden Umstellungen, die sich als Erinnerungen — Engramme — bestimmter Art kundtun, ermöglicht die Synthese jener komplizierten psychischen Vorgänge, die den Menschen über den tierischen Organismus hinausheben.

Es setzen sich die psychischen Leistungen jedes Organismus einerseits aus ererbten Anteilen und andererseits aus erworbenen zusammen. Die letzteren wiederum können in der mannigfaltigsten Weise zu neuen psychischen Leistungen Verwendung finden. Bei uns erweist sich das Großhirn als in hohem Maße plastisch, d. h. in den Leistungen vieler seiner Anteile steigerungsfähig. Neben der Ausbildung einzelner Teil-Rindenorgane mit ihrer Strukturentwicklung ist es ohne Zweifel die reiche Entfaltung jener Nervenbahnen, welche die einzelnen Teilgebiete zu größeren Funktionseinheiten verknüpfen, die unser Geistesleben weit über das der Tiere hinausgeführt hat. Sie ermöglicht eine „Verarbeitung" des an Hand von Wahrnehmungen Erworbenen zu all jenem in seiner Mannigfaltigkeit so unerschöpflichen Geschehen, das uns zu Handlungen aller Art befähigt, die keiner Vorbilder bedürfen, d. h. über Nachahmungen hinausgehen. Ferner ist es die Bildung bestimmter Begriffe und ihre Verwertung zur Bildung von neuen Vorstellungen, die uns in vieler Beziehung weit über selbst uns in ihrer körperlichen Beschaffenheit sehr nahestehende Tiere hinaushebt. Es ist von größtem Interesse, frei von jeder vorgefaßten Meinung den Grenzen tierischer Intelligenz nachzuspüren. Es liegen in dieser Richtung schon außerordentlich wertvolle Beobachtungen vor[1]). Sie werden insofern

---

[1]) *Wolfgang Köhler:* Abhandl. der kgl. preuß. Akad. d. Wissensch., physikal.-math. Kl. Nr. 1. 210 (1917); Nr. 2. 50 (1918); Psychologische Forschung. **1.** 1 (1921); im Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden (herausgegeben von *Emil Abderhalden*). Abt. VI, Teil D. 67 (1921). — Vgl. auch *Buytendijk:* Arch. néerl. de physiol. **5.** (1920). — *H. Nellmann* u. *W. Trendelenburg:* Z. f. vergleichende Physiologie. **4.** 142 (1926). — Vgl. auch *F. J. J. Buytendijk:* Instinct en leven 1918; Arch. néerl. de physiol. **2.** 1. 521 (1918); *Pflügers* Archiv. **205.** 4 (1924). — *Walter S. Hunter:* The delayed reaction in animals and children. New York 1910. — *Edward L. Th. Thorndike:* Animal intelligence 1911. — *T. L. Hobhouse:* Mind in evolution. London 1915. — *Karl Bühler:* Die geistige Entwicklung des Kindes. G. Fischer, Jena 1918. — *H. de Jong:* Arch. néerl. de physiol. **3.** 491 (1919); **8.** 586 (1923). — *F. J. J. Buytendijk* u. *G. Révész:* Arch. néerl. de physiol. **8.** 14 (1923). —

immer lückenhaft bleiben, als wir im wesentlichen mit objektiven Methoden nur Handlungen verfolgen und aus ihnen Schlüsse auf stattgehabte Überlegungen und auf vorhandene Erinnerungen ziehen können, jedoch vermögen wir uns über das Innenleben der untersuchten Tiere nur insofern ein Bild zu machen, als wir aus ihrem Mienenspiel, ihrem ganzen Verhalten u. s. w. auf ähnliche oder gleiche Gefühle u. s. w. schließen, die wir an uns selbst kennengelernt haben. Es bleibt dabei immer fraglich, in welchem Ausmaße wir an uns selbst Beobachtetes auf Tiere übertragen dürfen. Erstrebenswert ist vor allem, die Intelligenz der einzelnen Tierarten möglichst im natürlichen Bereich ihrer Leistungen und in Anpassung an die Ausbildung ihrer Sinnesorgane zu prüfen. Namentlich gegen diese letztere Forderung von grundsätzlicher Bedeutung wird vielfach verstoßen.

Zu den Neuerwerbungen, die den Menschen in seinen psychischen Leistungen über den tierischen Organismus hinausführen, gehört ohne Zweifel auch die reiche Entwicklung der Balkenfaserung und damit die Schaffung zahlreicher Beziehungen der Teilorgane beider Hemisphären zueinander. Alle Handlungen, die über die eingelernten Gemeinschaftsbewegungen hinausgehen und der vollen Aufmerksamkeit bedürfen, unterstehen dem Einfluß zahlreicher Teilorgane des Zentralnervensystems. Wir haben erfahren, daß ein Reflexvorgang ausfallen kann, wenn innerhalb des Reflexsystems an irgendeiner Stelle ein Hemmnis für die Erregungsfortleitung vorhanden ist. Ebenso, d. h. noch verwickelter in ihren mannigfaltigen Beziehungen, liegen die Verhältnisse beim Zusammenwirken von sensorischem mit motorischem Geschehen[1]). Der Sensomotilität „einfacher" Art, bei der sich propriozeptive Reize in motorischem Geschehen auswirken, ist eine zentrale Verknüpfung von erworbenen Vorstellungen aller Art mit bestimmten Handlungen — man könnte von einer Psychomotilität sprechen — an die Seite zu stellen. Die letzteren werden durch die ersteren geführt. Fassen wir ein Ei an, dann geschieht das behutsam. Wir wissen aus Erfahrung, daß es zerbrechlich ist. Einen schweren Gegenstand ergreifen wir ganz anders als einen leichten. Es erfolgen zahlreiche Einstellungen in Anpassung an die zu vollziehende Bewegung.

Hier sei eingefügt, daß die Frage aufgetaucht ist, ob motorisches Geschehen nicht auch Einfluß auf Sinneswahrnehmungen gewinnen kann, und zwar ist an die Möglichkeit gedacht worden, daß bei der Unterscheidbarkeit von Gewichten und von Widerstandsgrößen eine Mitwirkung des die Muskelkontraktionen veranlassenden psychomotorischen Willensvorganges stattfinden könnte[2]). Es ließ sich nachweisen, daß die zwischen gewollter und erfolgender Abhebung von Gewichten verstreichende Zeit sich mit der jeweiligen Größe der verschiedenen Gewichte

— *W. Shepherd:* Americ. j. of psychol. **34**. 590 (1923). — *Bierens de Haan:* Zool. Jahrb., Physiol. Abt. **42**. 272 (1925). — *G. Révész:* Z. f. Psychol. u. Physiol. der Sinnesorgane. Abt. I, Z. f. Psychol. **98**. 34 (1925). — [1]) Vgl. hierzu auch die eigenartigen, schon S. 41 erörterten Beobachtungen von *Kurt Goldstein* (Neurol. Abt. **36**. 489 [1917]). — [2]) Vgl. hierzu Physiologie III, S. 555 ff. — Ferner *Ernst Heinrich Weber:* Annotationes anatomicae et physiologicae. Programmata collecta 1834; Der Tastsinn und das Gemeingefühl in *Wagners* Handwörterbuch der Physiologie. **3** (2). 481 (1846).

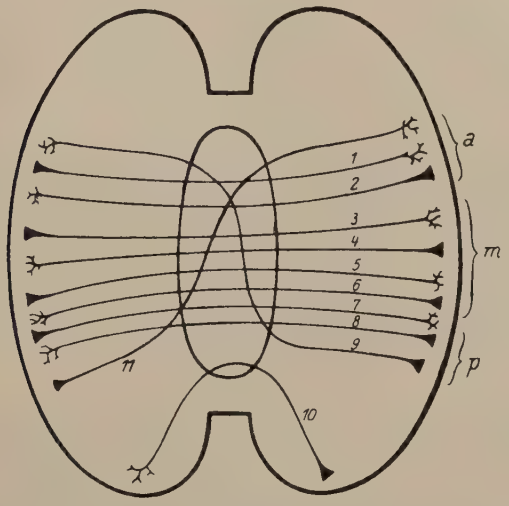
proportional ändert[1]). Es ist möglich, daß die Größe dieser Zeiten bei der Bildung eines Urteils in der Unterscheidung von Gewichten eine Rolle spielt. In diesem Zusammenhange sei auch auf das S. 380 dargestellte Phänomen hingewiesen, bei dem gleichfalls im Anschluß an motorisches Geschehen ein Einfluß auf sensorisches feststellbar ist. Derartige Überlegungen, die weiterer Forschungen bedürfen, zeigen, wie innig Vorgänge des sensiblen bzw. sensorischen Gebietes mit solchen der motorischen Anteile des Zentralnervensystems verknüpft sind. Wir werden gewahr, wie viele Einrichtungen des Zentralnervensystems beim einzelnen Vorgang beteiligt sind, sobald wir einen Fall mit bestimmten apraktischen Störungen vor uns haben. Zugleich erfahren wir, von wievielen Stellen aus Störungen möglich sind[2]). Auch hier begegnen wir einem Gebiet der Pathologie, das uns allein Einblick in zahlreiches Geschehen bei Kettenvorgängen aller Art geben kann, während Versuche an Tieren in weitem Ausmaße versagen, und zwar einesteils deshalb, weil diese ihre Extremitäten vielfach anders verwenden als wir, und vor allem nicht die Asymmetrie im Gebrauch beider Hände aufweisen, und anderenteils, weil zahlreiche Bewegungsvorgänge in vielen Einzelheiten zentral von sensorischen Zentren aus geführt sind, wobei Assoziationen aller Art mitwirken, die ihr Analogon im Gehirn des Tieres vielfach nicht besitzen. Maßgebend ist dabei die andere Ausbildung des Großhirns. Jeder Fall von Apraxie bietet Besonderheiten — und zwar deshalb, weil die Zusammenarbeit der Muskeln beider Körperhälften und insbesondere diejenige der Arme und Hände in ganz verschiedenem Ausmaße und zum Teil gewiß auch auf verschiedenen Wegen zur Ausbildung gelangt ist — und kann die Quelle neuer Erkenntnis sein. Immer wieder stoßen wir auf die so wichtige Tatsache, daß jeder Arzt dazu berufen ist, Forscher zu sein. Ihm ist das Licht der Wissenschaft in die Hand gegeben. Möge er es so weit als nur möglich vorwärts tragen!

In der einzelnen Hemisphäre regeln Assoziationsbahnen die Beziehungen der einzelnen sensorischen und motorischen Teilorgane zueinander. Balkenfasern lassen beide Hemisphären in ihrer Tätigkeit koordiniert zusammenklingen. In Abbildung 206[3]) ist in Form eines Schemas diese Art der Zusammenarbeit von Gebieten des Zentralnervensystems wiedergegeben. *1*, *2* stellen Fasern dar, welche die rechte und die linke *Broca*sche Zone miteinander verknüpfen. *3* sind Bahnen, welche die Eupraxie vermitteln, die *4*-, *5*-Fasern dienen insbesondere diesem Zwecke bei Bewegungen der Gliedmaßen. Mit *6* sind Bahnen angedeutet, welche die Stereognose mit bedingen. Sie haben

[1]) *C. Jacobj:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **118**. 1, 19, 32 (1926). — Vgl. hierzu auch *A. Grünbaum;* Arch. néerl. de physiol. **4**. 367 (1920). — [2]) Vgl. hierzu *Meynert:* Klinische Vorlesungen. 270. 1890. — *H. Liepmann:* Monatsschr. f. Psychiatrie. **8**. 15, 102, 182 (1900). Hier findet sich eine ausgezeichnete Schilderung eines Falles von Apraxie. — *Fritz Hartmann:* Monatsschrift f. Psychiatrie u. Neurol. **21**. 97, 248 (1907). Hier finden sich einschlägige Beobachtungen und weitere Literaturangaben. — Vgl. auch über Aphasie *Karl Heilbronner:* Arch. f. Psychiatrie. **43**. 234, 698 (1908). — *Kurt Goldstein:* Über Apraxie. Beiheft zur Medizinischen Klinik. **7**. Heft 10. (1911). Hier ist das ganze Problem umfassend dargestellt. — [3]) Entnommen: *G. Mingazzini:* Der Balken. S. 194. J. Springer, Berlin 1922.

Beziehung zur Hirnscheitelzone. Mit den Verbindungen *7*, *8* sind Beziehungen zwischen den beiderseitigen kortikalen Hörgebieten dargestellt. Mit *9* ist eine Verbindung zwischen dem rechten sensorischen Sprachzentrum und dem linken motorischen angedeutet. Mit den Bahnen *10* soll die Verknüpfung der beiden optischen Wahrnehmungsgebiete zum

Abb. 206.



Schema des Ursprungs und des Schicksals der Balkenfasern in den verschiedenen Rindenzonen. *a* = pars anterior (verbalis et praxica). *M* = pars media (praxica). *p* = pars posterior (sensorialis).

Ausdruck gebracht werden und mit *11* eine solche des linken sensorischen Sprachzentrums mit dem rechten motorischen. Ist auch an diesem Schema zweifellos noch manches hypothetischer Natur, so gibt es doch einen guten Einblick in jene Beziehungen bestimmter Teilorgane beider Hemisphären zueinander, die bei Störungen im Balkengebiet sich in entsprechenden Ausfallserscheinungen auswirken können.

Vorlesung 22.

Weitere Funktionen des Zentralnervensystems

(Fortsetzung).

Reaktionszeit. Überblick über die Zusammenarbeit der verschiedenen im Zentralnervensystem vereinigten Teilsysteme. Höchstleistungen unseres Gehirnes. Gedächtnis. Schaffung neuer Vorstellungen aus Bewußtseinsinhalt heraus. Talente. Bedeutung der Persönlichkeit. Psyche und Körper. Einzelfunktionen in ihren Beziehungen zu Gesamtleistungen von Organsystemen und des gesamten Organismus. Anfangs- und Endzustand beim Ausfall von Anteilen des Gehirnes. Tier und Mensch ohne Großhirn in ihren Gesamtleistungen.

Wir wollen im Zusammenhang mit den mannigfachen Einrichtungen, die der Verknüpfung von Erinnerungsinhalt verschiedenster Art mit soeben von Sinnesorganen aus vermittelten Empfindungen dienen, kurz jener Zeit gedenken, die vergeht, bis auf einen Sinnesreiz eine bestimmte bewußte Reaktion erfolgt. Wir haben seinerzeit von einer Reflexzeit gesprochen und haben erkannt, daß sie verschieden lang ausfällt, je nachdem es sich um ein einfacheres oder ein komplizierteres Geschehen handelt. Die kürzeste Reflexzeit findet sich bei den Eigenreflexen. Bei den übrigen Reflexvorgängen nimmt das zentrale Geschehen einen erheblichen Teil der gesamten Reflexzeit in Anspruch. Es kommt dabei einesteils die Fortleitung der Erregung in verschieden langen Bahnen in Frage, und andererseits sind es Vorgänge, die beim Übergang von einem Neuron zum anderen sich abspielen, die Einfluß auf die Dauer der genannten Zeit haben. Es ist ohne weiteres verständlich, daß jene Zeit, die vergeht, bis auf einen bestimmten Sinnesreiz ein bestimmter Bewegungsvorgang folgt, bei dem unser Wille beteiligt ist, und ferner eine Empfindung das auslösende Moment darstellt, bedeutend länger sein wird, als im allgemeinen die Reflexzeit. Man hat von einer Reaktionszeit gesprochen[1]). Wir können sie unter den mannigfachsten Bedingungen feststellen. Ihre Zahl ist unerschöpflich[2]). Wir können z. B. auf einen Lichtreiz eine einfache Bewegung ausführen lassen. Wir benötigen zur Ausführung genauer Versuche bestimmter Versuchsanordnungen. Das Wesentliche an ihnen ist die genaue

[1]) *Donders:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 657 (1868). — *S. Exner: Pflügers* Archiv. **7**. 601 (1873). — *Joh. v. Kries* u. *F. Auerbach:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 297 (1877). — *Helmholtz:* Wissensch. Abhandl. **2**. 862 (1883). — [2]) Vgl. über die Methodik: *P. Hoffmann:* Handbuch der biolog. Arbeitsmethoden (herausgegeben von *Emil Abderhalden*). Abt. V, Teil 5B, 405 (1924).

Festlegung des Momentes des Reizes, die genaue Zeitaufschreibung (z. B. mittels einer schwingenden Stimmgabel) und genaue Bestimmung des Augenblickes der verabredeten Reaktion. Man kann z. B. von der Versuchsperson einen elektrischen Strom mittels eines Hebels öffnen oder schließen lassen. An Stelle einer einfachen Handlung können wir eine kompliziertere verlangen. Ferner können wir auf bestimmte Reize bestimmte Handlungen vorschreiben. So soll z. B. die Versuchsperson, wenn rotes Licht erscheint, einen Hebel abheben und bei grünem Licht ihn senken u. s. w. Wir können durch Wiederholung der Versuche Ermüdungserscheinungen feststellen. Die Reaktionszeit wird länger. Es ergeben sich ferner bei komplizierteren Versuchsbedingungen Fehler. Weiterhin bemerken wir, daß durch Übung die Reaktionszeit verkürzt wird. Von größter Bedeutung ist der Grad der Aufmerksamkeit. Je stärker diese angespannt wird, um so kürzer fällt die Reaktionszeit aus. Ihre Dauer ist individuell verschieden. Es kommt auch darauf an, ob die Aufmerksamkeit auf den zu erwartenden Sinnesreiz oder aber auf den Bewegungsvorgang eingestellt ist[1]). Ferner spielt auch das Sinnesorgan, das bei den Versuchen zur Bestimmung der Reaktionszeit Verwendung findet, eine wesentliche Rolle[2]). Auch die Reizstärke ist von Einfluß[3]). In jedem Falle besteht die Reaktionszeit aus der Latenzzeit der in Betracht kommenden Sinneszelle, der Zeit der Erregungsleitung in allen in Frage kommenden peripheren und zentralen Bahnen — afferente und efferente Fasern —, der Latenzzeit der die Bewegung ausführenden Muskeln und endlich aus der Zeit, die der psychomotorische Vorgang beansprucht. Weder kennen wir die in Frage kommenden Bahnstrecken genau, noch vermögen wir zur Zeit etwas über das Wesen des zentralen Vorganges auszusagen. Wir können uns nun aus der Vergrößerung der Reaktionszeit bei erhöhten Anforderungen an die Beantwortung eines Reizes ein allgemeines Bild von der Mannigfaltigkeit der Beanspruchung verschiedener Einzelorgane und jener Teilgebiete des Zentralnervensystems, die Assoziationen verschiedenster Art vermitteln, machen. Das Studium der Reaktionszeit unter verschiedenen Bedingungen hat ein Forschungsgebiet von kaum ausschöpfbarer Mannigfaltigkeit eröffnet. Wir verdanken ihm bereits zahlreiche wertvolle Beobachtungen.

Es sei noch ein Beispiel über zentrales Geschehen angeführt, das große praktische Bedeutung erlangt hat. Es handelt sich um die folgende Beobachtung[4]). Der Astronom hat oft festzustellen, wann ein Stern in einen bestimmten Gesichtskreis tritt, und wann er ihn wieder verläßt. Es gilt den ganzen Vorgang mit dem Auge mittels eines Fernrohres zu verfolgen und gleichzeitig die Sekundenschläge einer Uhr zu zählen. Der Astronom beobachtet die Stellung eines bestimmten Sternes im Sehfeld

---

[1]) *Lange:* Wundts philosoph. Studien. **4**. 479 (1890). — Vgl. auch *Joh. W. Rolder:* Arch. néerl. de physiol. 6. 111 (1921). — Vgl. ferner über die Reaktionszeit bei Kontraktion und Erschlaffung der Beuger und Strecker (die letzteren reagieren rascher) *H. Vörkel:* Z. f. Biol. **75**. 79 (1922). — [2]) Vgl. Physiologie III, 469, 491. 533. — [3]) Vgl. hierzu z. B. *Henri Piéron:* J. de psychol. **17**. 289 (1920). — [4]) *Sigmund Exner: Pflügers* Archiv. **7**. 601 (1873). Hier findet sich die hochinteressante Geschichte der Entdeckung des persönlichen Fehlers unter Angabe der Literatur mitgeteilt. Vgl. auch **11**. 403 (1875).

des Fernrohres während des letzten Sekundenschlages, der erfolgt, bevor derselbe einen das Sehfeld halbierenden Faden passiert. Er merkt sich ferner die Stellung des Sternes beim ersten Sekundenschlag, nachdem er auf der anderen Seite des Fadens in Erscheinung getreten ist. Dabei sind die Sekundenschläge zwischen den beiden genannten Sekundenschlägen gezählt worden. Der Astronom kann nun die 2 Sekunden angeben, zwischen denen der Stern den Faden passiert hat; ferner hat er sich seine beiden angegebenen Stellungen zum Faden genau gemerkt. Er kann nunmehr den Augenblick des Durchganges des Sternes bis auf Zehntel von Sekunden schätzen. Es zeigte sich nun, daß die von verschiedenen Beobachtern angegebenen Zeiten auch dann nicht übereinstimmten, wenn solche zugleich am gleichen Fernrohr ihre Bestimmungen ausführten. Man schloß aus diesem Befunde, daß eine individuelle Eigentümlichkeit vorliege. Man begann die einzelnen Astronomen zu „eichen", d. h. man stellte fest, wieviele Hundertstel Sekunden zu einer Beobachtung des Beobachters A hinzugezählt bzw. abgezählt werden müssen, um das gleiche Ergebnis zu erzielen wie beim Beobachter B, und stellte so zwei Beobachter aufeinander ein. Man hat von einem persönlichen Fehler und einer persönlichen Gleichung gesprochen. Der genannte „Fehler" ist nicht nur bei verschiedenen Individuen verschieden, vielmehr ergeben sich bei ein und demselben Menschen je nach den in Betracht kommenden Sinnesorganen Unterschiede. Man kann z. B. einen Licht- und einen Schallreiz anwenden und feststellen, wie diese Sinneseindrücke zeitlich zueinander liegen müssen, um den Eindruck zu erwecken, als ob sie gleichzeitig erfolgt wären. Es ergibt sich, daß der erstere Reiz um 0·06 Sekunden früher einwirken muß, als der letztere. Es rührt dies daher, daß es im Schallsinnsystem schneller zu einem Erfolg kommt, als im Lichtsinnsystem. Damit steht in Einklang, daß die Reaktionszeit bei Schalleinwirkung kürzer ist, als beim Lichtreiz. Kombiniert man Lichtreiz und elektrischen Reiz auf die Haut (z. B. Fingerbeere), dann findet man den Zeitunterschied geringer (0·01 Sekunden), d. h. der Lichtreiz muß um diesen Betrag früher einwirken als der letztere Reiz, sollen beide für gleichzeitig ausgeübt gehalten werden.

Werfen wir nun einen Blick zurück auf alles das, was wir über Funktionen des Zentralnervensystems erfahren haben, dann erkennen wir eine kaum übersehbare Mannigfaltigkeit von Geschehnissen, angefangen von einfachen Reflexvorgängen (Eigenreflexen), bis zu solchen, an deren Zustandekommen die Großhirnrinde teilnimmt — bedingte Reflexe — und darüber hinaus zu all jenen komplizierten Prozessen, die der Bildung von Vorstellungen, Begriffen, willkürlichen Handlungen u. s. w. zugrunde liegen, kurz allem dem, was wir Bewußtsein nennen, sei es nun, daß Empfindungen den Ausgangspunkt von Kettenvorgängen bilden oder ein willkürlich erteilter Impuls einen Bewegungsvorgang in Gang bringt. Wir haben immer wieder betont, daß unlösbar mit allen jenen Geschehnissen, an deren Zustandekommen zerebrales bzw. spinales Nervensystem teilnimmt, das sympathische bzw. parasympathische Nervensystem in irgendeiner Weise verknüpft ist. Das gesamte Nervensystem stellt eine funktionelle Einheit dar. Sicherlich folgen auch alle seine Funktionen gemeinsamen Gesetzen. Der Zustand der

Erregung ist wohl stets der gleiche, d. h. es liegen ihm dieselben Vorgänge zugrunde, und das gleiche gilt für das Wesen jener Prozesse, die der Erregungsleitung dienen. Immer ergeben sich Besonderheiten, wenn die Erregung von einem System auf ein anderes übergeht, sei es nun, daß sie von einer Nervenfaser auf eine Drüsen- oder Muskelzelle übertragen wird, oder von einer Sinneszelle der zugehörigen Bahn zufließt und dann von dieser einer weiteren übergeben wird. Innerhalb der Nervenzellgebiete ergeben sich bei der Erregungsweiterleitung Geschehnisse besonderer Art, denen wir zur Zeit nur ungenügend folgen können. Das, was uns die Verfolgung des einfachen und des komplizierten Reflexvorganges lehrt, können wir ohne Zweifel auch auf alle jene Vorgänge anwenden, die das objektive Substrat für psychische Leistungen abgeben. Unbekannt ist, ob nicht die von bestimmten Stellen ausgehende Erregung eine besondere Note aufweist, und jene Zellgebiete, die auf sie reagieren, auf diese abgestimmt sind[1]).

Wie außerordentlich leistungsfähig unser Zentralnervensystem ist, und welche Fülle verschiedenartigster Erregungsvorgänge zu gleicher Zeit mit Erfolgen verknüpft zum Ablauf kommen, und wie zahlreich die der Auslösung eines bestimmten Vorganges sich zwangsläufig in Gestalt von Selbstregulationen und Anpassungen anschließenden Geschehnisse sind, mögen einige Beispiele dartun. Wir marschieren, hören dabei einem Konzert zu und betrachten zugleich die ausübenden

[1]) Vgl. hierzu die eigenartigen Beobachtungen von *Paul Weiss* (Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsgesch. **102**. 635 [1924]), wonach zentral koordinierte Erregungen auch dann zu einer peripheren Koordination der Muskeltätigkeit führen, wenn die verschiedenartigsten Endorgane an die gleichen Ganglienzellen angeschlossen sind, d. h. es sind nicht die zu den einzelnen Muskelgebieten führenden Nervenbahnen für den Erfolg maßgebend, vielmehr sprechen von den infolge der Bahnzuteilung in Frage kommenden Muskeln nur jene an, die für die koordinierte Bewegung erforderlich sind. Diese Folgerung ist aus Versuchen der folgenden Art gezogen worden. Es wurde bei Salamanderlarven neben eine Extremität eine zweite implantiert. Diese letztere zeigte, nachdem sie eingeheilt und von den bei der Operation verletzten Nerven derjenigen Extremität, der eine zweite zugesellt worden ist, aus mit Nervenfasern versorgt worden war, ganz unabhängig von der Stellung, in der die Einheilung erfolgt war, genau die gleichen Bewegungen, wie die andere Extremität. Dabei hängt die Neurotisation von Zufällen ab, d. h., es kommt darauf an, welche Nervenfasern des an Ort und Stelle verbleibenden Beines gerade durchschnitten werden. Es stehen dann einige wenige Vorderhornzellen mit der gesamten Muskulatur der implantierten Extremität in Beziehung, und trotzdem funktionieren die gleichnamigen Muskeln beider Beine gleichzeitig und in gleicher Stärke. *Weiss* schließt hieraus, daß die von jenen Ganglienzellen ausgehenden Erregungen, die nach unseren allgemeinen Vorstellungen allen Muskeln zugeleitet werden müßten, die mit von den erwähnten Nervenzellen ausgehenden Nervenfasern zusammenhängen, deshalb zu keinem allgemeinen Erfolg führen, weil der einzelne Muskel auf eine bestimmte Erregungsart abgestimmt sei. Diese wichtigen Beobachtungen bedürfen der Wiederholung. Vor allem muß geprüft werden, ob sich jeweilen nur in einzelnen Muskeln Erregungsströme nachweisen lassen. Vor allem muß auch das Verhalten der Antagonisten geprüft werden. Man wird die bisherigen Vorstellungen über die Innervation der Muskeln zugunsten der Annahme, daß die Erregungen besondere qualitative Eigenschaften aufweisen, die für die Auslösung der Kontraktion der einzelnen Muskeln maßgebend sind, erst dann aufgeben können, wenn Ergebnisse von Untersuchungen vorliegen, die allen weiteren Möglichkeiten Rechnung tragen und bei denen, dem jetzigen Stand der Forschung entsprechend, alle jene Kennzeichen einer Erregung von Gewebe festgestellt sind, die wir als maßgebend für den erregten Zustand kennen. — Vgl. auch *Paul Weiss:* Journal of compar. neurol. **40**. 241 (1926). — *S. R. Detwiler:* Journal of compar. neurol. **38**. 461 (1925).

Künstler und überlegen uns, was für ein „Stück" vorgetragen wird. Wir gehen, das bedeutet, daß unausgesetzt eine Unzahl von Impulsen von Zentren nach der Peripherie laufen und zugleich immerfort, von propriozeptiven Reizen ausgelöst, in feinster Weise abgestimmte Erregungen von jener aus nach zentralen Stellen des Nervensystems geleitet werden. Diese wiederum wirken sich in Erregungsvorgängen aus, die Muskelgebiete in eine den vorhandenen Bedingungen angepaßte Tätigkeit versetzen, sei es nun, daß Agonisten in Kontraktion geraten oder Antagonisten in ihrer Spannung entsprechend eingestellt werden. Zugleich ist der Blutkreislauf in Anpassung an den vermehrten Stoffwechsel des Muskelgewebes umgestellt worden. Muskelgefäßgebiete sind erweitert und solche anderer Gewebe dementsprechend verengt. Das Herz schlägt schneller. Die Atemtätigkeit wird auf das Maß der Muskeltätigkeit bzw. auf den vermehrten Stoffumsatz einreguliert. Es machen sich die in der Medulla oblongata befindlichen automatischen Zentren — Atemzentrum, Vasomotorenzentren, Herzhemmungs- und -förderungszentrum — geltend. Auch höhere Zentren greifen ein — Zentren des Zwischenhirns. Auch Inkretionsorgane werden zum Eingreifen veranlaßt. So geben z. B. die Nebennieren in vermehrtem Maße Adrenalin ab. Darüber hinaus kommt es im Sinne eines Ausgleichs zu einer Regelung aller jener Vorgänge, die mit jedem Stoffwechselgeschehen verknüpft sind. Es gilt, den tätigen Muskelzellen Energiematerial zur Verfügung zu stellen. Der Blutzucker strömt in jene Muskelfasern hinein, die Bedarf an ihm haben. Sofort springt die Leber mit ihrem Vorrat an Glykogen ein und gleicht eine Abnahme des Blutzuckergehaltes aus. Die Inkrete Adrenalin und Insulin machen sich bemerkbar und helfen mit, den Kohlenhydratstoffwechsel zu regeln. Die Reaktion des Blutes und damit der Gewebe droht sich infolge des gesteigerten Stoffwechselgeschehens zu verschieben. Schon greift das Atemzentrum ein und bedingt eine entsprechende Lungenventilation. Auch die Nieren helfen mit, gestörte Gleichgewichte im Blute auszugleichen. Eine unübersehbar große Zahl von selbsttätig sich vollziehenden Regulationen, geleitet von mannigfachen Stellen aus, greift in einer den sich ausbildenden Verhältnissen in feinster Weise angepaßten Abstufung ein, sobald an irgendeiner Stelle im Organismus besondere Anforderungen an bestimmte Funktionen gestellt werden. Ohne jede Unterbrechung beherrschen Selbstregulationen die Gesamtheit der Stoffwechselvorgänge. Sie liegen allem Geschehen im Organismus zugrunde und sind mit jeglicher Art von Zell- und Gewebsleistungen verknüpft. Die Ausbalancierung von gestörten Gleichgewichten erfolgt zum Teil an Ort und Stelle ohne weiteres Eingreifen von außen her. Es sind die einzelnen Reaktionsabläufe, die automatisch andere rufen. Jeder einzelne Vorgang bildet ein Glied einer in sich geschlossenen Kette von Geschehnissen. Dazu kommen dann Einstellungen und Umstellungen, die teils vom sympathischen und parasympathischen Nervensystem direkt, teils indirekt von ihnen aus über Inkretionsorgane bewerkstelligt werden. Zugleich beeinflussen die Inkretstoffe wohl allgemein wieder Zentren und zugehörige Bahnbezirke.

Immer wieder stoßen wir auf die gewaltige Bedeutung des sympathischen und parasympathischen Nerven-

systems. Wir haben erfahren, daß es in der Großhirnrinde Vertretungen hat (vgl. S. 565). Wir erkannten weiterhin, daß im Zwischenhirn übergeordnete sympathische Zentren vorhanden sind. Ihnen sind zu- und untergeordnet solche, die in der Medulla oblongata liegen. Ihnen schließen sich weiterhin Zentren des Rückenmarks und über diese hinaus der Peripherie an. In Gestalt intramuraler Systeme nehmen die genannten Nervengebiete Beziehungen zur Außenwelt auf, und zwar insofern, als sie in Hohlorganen in Berührung mit Stoffen kommen, die dem Organismus als solchem noch nicht eigen sind, bzw. es bereits waren und sich auf dem Wege der Ausscheidung befinden. Manche Beobachtungen sprechen dafür, daß die in den Herzmuskel, in die Harnwege und insbesondere in den Magendarmkanal eingebauten Anteile des sympathischen und parasympathischen Nervensystems eine weitgehende Selbständigkeit besitzen und imstande sind, auch dann noch ein bestimmten Anforderungen angepaßtes Geschehen zu vermitteln, wenn sie von jeder Verbindung mit anderen Gebieten des Nervensystems losgelöst sind. Von besonderer Bedeutung sind die von uns wiederholt geschilderten Beziehungen zum sog. zerebrospinalen System — wir sagen sogenannten, weil ja auch das sympathische und parasympathische System ein solches darstellt. Die Sinnesorgane werden in ihrem Stoffwechsel von den genannten Systemen aus beeinflußt und immer wieder in einen Zustand übergeführt, in dem ein sie treffender Reiz den Erregungsvorgang auslösen kann. Sympathikus und Parasympathikus leiten ferner nicht nur Funktionen des glatten Muskelgewebes, vielmehr greifen beide auch in Vorgänge der quergestreiften Muskulatur ein. Weiterhin werden Sekretions-, Inkretions- und Exkretionsorgane von ihnen beherrscht. Das Wirkungsgebiet des sympathischen und parasympathischen Systems ist, wie aus diesem Überblick ohne weiteres hervorgeht, ein außerordentlich viel ausgedehnteres als das der übrigen zerebralen und spinalen Systeme.

Kehren wir nunmehr wieder zu unserem Beispiel zurück. Wir folgen einer musikalischen Darbietung und stellen zugleich mit unserem Lichtsinnessystem Beobachtungen an. Wir hören und sehen. Unsere ganze Aufmerksamkeit ist gefesselt. Das Gehen vollzieht sich, nachdem es in Gang gebracht ist, geleitet von Reflexvorgängen — lose geführt von subkortikalen und vielleicht zum Teil auch kortikalen Zentren (nicht jeder kortikale Vorgang braucht mit Bewußtsein verknüpft zu sein!). Wenn wir hören, haben wir es nicht nur mit Schallempfindungen zu tun, vielmehr wirken sich diese in der mannigfachsten Weise aus. Es schwingt und wiegt sich unsere Seele auf den Wellen der Musik! Wir vergessen der Gegenwart. Gefühle werden wach. Wir werden freudig erregt oder zu Tode betrübt, je nach der Art der vorgetragenen Musik. Vor allem machen sich auch Erscheinungen motorischer Art geltend. Bewegungsvorgänge werden in den Rhythmus der Musik gezwungen. Erinnerungen tauchen auf. Es macht sich das Gedächtnis geltend. Irgend ein Teil der musikalischen Darbietung drängt unser ganzes Denken in eine bestimmte Richtung. Wir denken nach und grübeln über einen Zusammenhang des eben Gehörten mit bereits Erlebtem. Wir finden ihn nicht. Wir bemühen uns von der uns aufgezwungenen Gedankenreihe frei zu kommen. Wir möchten dem Konzerte gerne weiter folgen! Wir

können das nicht. Immer wieder drängt sich uns jene Stelle auf. Plötzlich erinnern wir uns jenes Geschehnisses, das in Beziehung zu dieser steht. Nun sind wir wieder frei und können über unsere Aufmerksamkeit verfügen. Da bemerken wir, daß durch lautes Sprechen der Genuß des Konzertes uns mehr und mehr gestört wird. Wir werden ungehalten und schließlich zornig. Die Nebenniere sendet in vermehrtem Umfange Adrenalin aus. Je nach der individuellen Veranlagung und der Erziehung in der Beherrschung von Reflexvorgängen entlädt sich der Zorn, der bis zur Wut gesteigert werden kann. Die Mimik ändert sich. Das innere Geschehen spiegelt sich in ihr. Es sind Thalamus- und Zwischenhirngebiete, die in dem nun folgenden Geschehen, in mannigfacher Weise von kortikalen und subkortikalen Zentren beeinflußt, die Führung haben. In lebhaftester Weise machen sich Gedanken geltend. Sie gipfeln in Verwünschungen der Störenfriede. Wir schätzen sie als unerzogene Individuen, musikalische Idioten u. s. w. ein. Je nach dem vorhandenen Temperament bleiben die Gedanken ohne Ausstrahlung auf das motorische Sprachgebiet, oder aber es betätigt sich. Zornesröte verkündet uns schon äußerlich das Eingreifen von sympathischen Systemen. Es können nun alle Abstufungen bis zur grenzenlosen Wut folgen. Erblassen, Schweißausbruch, veränderte Atmung und bei Anforderungen an Muskelkraft Leistungen, die über das gewohnte Maß weit hinausgehen, sind die Folge.

Wir erkennen aus dieser Schilderung, die in ähnlicher Weise auch von anderen Sinnesgebieten ausgehen könnte, ohne weiteres, wie vielgestaltig das Ineinandergreifen der mannigfaltigsten Vorgänge ist. Sie soll die Aufmerksamkeit darauf lenken, daß ein volles Verständnis der Gesamtfunktionen des Organismus nur dann möglich ist, wenn jede Einzelfunktion innerhalb des gesamten Geschehens betrachtet wird. Es steht keine einzelne für sich isoliert da. Unsere vornehmste Aufgabe ist es, überall nach Zusammenhängen zu suchen. Leitet das Nervensystem auch zahlreiches Geschehen im Organismus, und ordnet es Teilvorgänge in andere Vorgänge in Anpassung an die vorhandenen Anforderungen ein, so ist es doch nicht etwa das allein Gebende! Vielmehr ist das Nervengewebe genau so, wie andere Gewebsarten, in seinen Funktionen von den Leistungen anderer Zellsysteme abhängig. So bedarf es in besonders hohem Grade einer geregelten Blutzufuhr, und zwar von Blut, das innerhalb gewisser Grenzen ausbalanciert ist. Das Nervengewebe ist gegen Änderungen in der Zusammensetzung des Blutes, wie der Reaktion, des Gasgehaltes u. s. w., ganz besonders empfindlich. Alle jene Einrichtungen, die dazu dienen, die Blutzusammensetzung innerhalb bestimmter Grenzen einzuregulieren, stehen auch im Dienste des Nervengewebes. Zwischenhirnzentren regeln den Nahrungstrieb und beherrschen Stoffwechselvorgänge. Von ihnen aus wird die Vorratsbildung und ihr Verbrauch über Inkretaussendung beeinflußt. All dieses Geschehen macht sich rückwirkend auf das Nervengewebe in Beziehungen zu seinen Funktionen geltend. In diesem Zusammenhang sei die Erinnerung an all das geweckt, was wir seinerzeit über die Folgen der Einstellung bestimmter Funktionen von Inkretionsorganen, wie Schilddrüse[1]), Thymus[2]),

[1]) Vgl. Physiologie I, Vorlesung 9—10. — [2]) Vgl. Physiologie I, Vorlesung 11.

Hypophyse[1]), auf die Leistungen des Großhirns in Hinsicht auf seine höchsten Funktionen mitgeteilt haben. Wir erfuhren, daß die Intelligenz stark herabgemindert wird, bzw. bei jugendlichen Individuen in ihrer Ausbildung stark zurückbleibt. Es wird ferner vermutet, daß die Leber Einfluß auf bestimmte Leistungen des Zentralnervengewebes hat. Es besteht kein Zweifel darüber, daß wir noch lange nicht über alle Wechselbeziehungen zwischen Nervengewebe und den einzelnen Organsystemen unterrichtet sind. Es wäre von großem Interesse, dieses so wichtige Forschungsgebiet mehr auszubauen. Wir sprechen z. B. nach Wegnahme der Schilddrüse von einer eintretenden Verblödung. Wir möchten diesen Zustand in seiner Ausbildung verfolgt wissen. Vielleicht ergibt die Prüfung des Ausfalls bedingter Reflexe vor und nach der Entfernung der Schilddrüse (und auch anderer Inkretionsorgane) und der Versuch der Ausbildung neuer im Stadium der eintretenden Abnahme der Intelligenz einen Weg, um dieser selbst folgen zu können; ferner eröffnet sich vielleicht die Möglichkeit, einen neuen Anhaltspunkt zur Entscheidung der Frage zu erhalten, ob die bedingten Reflexe wirklich „reine" Reflexvorgänge darstellen oder aber, ob für ihr Zustandekommen bestimmte Vorstellungskomplexe maßgebend sind.

Sinnesorgane ermöglichen uns die Aufnahme von Beziehungen zur Außenwelt. Es ersteht die Raumvorstellung. Von ihr aus geleitet, bewegen wir uns in unserer Umwelt. Fortwährend greifen von Sinneszellen ausgehende Erregungen in unsere Handlungen ein. Wären durch sie ausgelöste Empfindungen das allein Maßgebende, dann wären wir Augenblickswesen. Wir könnten keine Erfahrungen sammeln und auch keine Vorstellungen und Begriffe bilden. Nur dem Umstande, daß Erregungen Spuren hinterlassen, ist es zu verdanken, daß wir in unserem Leben fortwährend an die Vergangenheit anknüpfen können. Es sind Erinnerungen, die uns leiten. Wir sprechen von einem Gedächtnis. Es kann je nach dem Individuum in seiner Art, seinem Umfang u. s. w. sehr verschieden sein. Auf was für Vorgängen das Festhalten von einmal oder auch mehrfach stattgefundenen Sinneseindrücken beruht, vermögen wir zur Zeit nicht zu sagen. Wir erinnern uns in diesem Zusammenhange des Umstandes, daß die parenterale Einverleibung von spezifisch ausgestalteten Produkten — spezifisch im struktur- und auch physikalisch-chemischen (Zustand!) Sinn — bewirken kann, daß noch nach langer Zeit das Wiederhineingelangen der gleichen Stoffe ganz charakteristische Reaktionen auslöst[2]). Wir haben somit auch hier den Fall einer Einleitung von Kettenvorgängen, für die unter Umständen jahrzehntelang kein Anlaß vorhanden war. Sie kommen in Gang, sobald durch die Einführung jenes mit besonderen Eigenschaften ausgerüsteten Stoffes jene Bedingungen wieder hergestellt sind, die seinerzeit für bestimmte Umstimmungen im Zellgeschehen maßgebend waren. Es ist naheliegend, sich in entsprechender Weise vorzustellen, daß in bestimmten Schichten der Großhirnrinde — und auch anderen Gebieten des Zentralnervensystems — innerhalb bestimmter Zellen bleibende Veränderungen feinster Art bewirkt werden, wenn von bestimmten

[1]) Vgl. Physiologie I, Vorlesung 12. — [2]) Vgl. Physiologie II, S. 59 ff.

Sinneszellen aus quantitativ und qualitativ in feinster Weise abgestufte Erregungen eintreffen. Jene irreversiblen Umstellungen könnten dann das Substrat für das Mitklingen — die Resonanz — bestimmter Stellen des Zentralnervensystems darstellen, wenn ein entsprechender Erregungsvorgang sich wiederholt.

Wir wollen mit voller Absicht nicht tiefer schürfen und nicht auf die zahlreichen Bemühungen eingehen, das Wesen des Gedächtnisses und das Zustandekommen seiner Leistungen aufzuklären[1]), und zwar deshalb nicht, weil wir aus Mangel an objektiver Forschungsmöglichkeit zunächst ganz und gar auf bloße Vermutungen angewiesen sind. So reizvoll auch vielfach das Gedankengebäude anmutet, das erstellt worden ist, um psychische Vorgänge in den Bereich des zur Zeit möglichen Vorstellungskreises zu rücken, so bewundern wir es doch in allererster Linie als ein Beispiel dafür, welcher weit über unsere bloßen Empfindungen hinausgehender Leistungen unser Zentralnervensystem fähig ist. Zugleich erkennen wir, wie außerordentlich gering unsere Kenntnisse über seine höchsten Funktionen in vieler Hinsicht noch sind. Wir vermögen nicht nur das augenblickliche Erlebnis kraft des Vorhandenseins von Erinnerungen in bereits Erlebtes einordnen und es als neuartig oder schon bekannt abschätzen, vielmehr können wir, und das ist eine Leistung, die uns besonders weit über die Tierwelt hinausführt, aus dem Bewußtseinsinhalt Neues gestalten und über die Gegenwart hinaus die Zukunft in den Bann unserer Überlegungen ziehen. Die wissenschaftliche Forschung stürmt zur Zeit auf Brücken der Vorstellungswelt Einzelner voran. Zögernd folgen die in alten Vorstellungskreisen Befangenen. In irgendeinem Gehirn springt oft geradezu zwangsläufig ein bestimmter Vorstellungskreis auf. Er wird unter Umständen bestimmend für die Gestaltung ganzer Forschungsgebiete. Und auch hier erkennen wir überall Zusammenhänge. Es gibt kein für sich isoliert dastehendes Gebiet der Naturwissenschaften. Chemie, Physik, physikalische Chemie u. s. w. sind von Menschen geschaffene Einordnungen, wobei, wie früher mehrfach betont, unsere Sinnesorgane für bestimmte Abgrenzungen Anlaß gaben, jedoch gehören sie in Wirklichkeit als Einheit zusammen. So kommt es, daß ein Fortschritt in der Erkenntnis von Vorgängen auf dem einen Gebiete sich unmittelbar in den zugehörigen anderen auswirkt. Die Umwelt formt unser Außen- und Innenleben und wirkt sich vor allem auch im psychischen Geschehen aus. Können wir dieses zur Zeit auch noch nicht, ohne über unsere wirklichen Kenntnisse hinauszugehen, unmittelbar mit Vorgängen in Zusammenhang bringen, denen wir in der unbelebten Natur auch begegnen, bzw. die wir hervorrufen können, indem wir die erforderlichen Bedingungen schaffen, so wird doch die Zeit kommen, in der der naturwissenschaftlichen Forschung immer weitere, heute noch unerschlossene Gebiete des Geschehens in unserem Organismus zugänglich sein werden.

Besonders eindrucksvoll offenbart sich uns die „innere" Leistung der Großhirnrinde — immer in Zusammenhang mit weiteren Anteilen

[1]) Vgl. z. B. *R. Matthaei:* Z. f. allg. Physiol. **19**. 1 (1920). Hier finden sich Literaturhinweise.

des Zentralnervensystems gedacht! —, wenn wir die Entfaltung von sog. Talenten verfolgen. Wir sehen, wie machtvoll sich schon beim Kinde das mathematische Talent melden kann. Ist es vorhanden, dann übertrifft der kindliche Organismus in seinen Leistungen auf dem Gebiete bestimmter Teile der Mathematik Erwachsene bei weitem. Alle Bemühungen des auf diesem Gebiete nicht Begabten führen nur zu einem gewissen Können, niemals jedoch zu Höchstleistungen und vor allem nicht zu solchen schöpferischer Natur. Dabei beobachten wir, daß das mathematische Talent ganz verschiedene Gebiete betreffen kann. Der Rechenkünstler, der uns durch sein Zahlengedächtnis und die Raschheit der Durchführung mannigfacher Operationen mit Zahlen überrascht, stellt etwas ganz anderes dar, als z. B. der „Raummathematiker". Ebenso verblüffend, wie das mathematische Genie, ist das musikalische in seiner gegebenen Fülle von Leistungen. Das gleiche ist vom „geborenen" Zeichner und Maler zu sagen. Selbst bei Verlust der Arme bricht sich das Talent Bahn und wirkt sich unter Verwendung des Fußes oder gar des Mundes zum Halten des Pinsels u. s. w. Bahn. Es handelt sich nicht um eine besondere Ausbildung der in Betracht kommenden Muskelgebiete u. s. w. (vgl. hierzu auch S. 573), vielmehr ist es die zentrale Anlage, die vielfach ererbt, die Grundlage für die Entfaltung besonderer geistiger Leistungen gibt. Sie allein genügt natürlich auch nicht, sie muß vielmehr zur Tätigkeit und weiteren Ausgestaltung gebracht werden. Gewiß handelt es sich beim Vorhandensein bestimmter Talente nicht nur um die besonders reiche Ausgestaltung einer bestimmten Stelle im Großhirnrindengebiet, vielmehr sind auch deren Beziehungen, hergestellt durch mannigfaltige Bahnverknüpfungen, zu anderen Teilorganen des Großhirns maßgebend. Es gilt dies insbesondere bei Vorhandensein einer Gestaltungskraft, die über rein technisches Können hinausgeht.

Wir haben in jedem Individuum eine Besonderheit vor uns. Wir sprechen von einem besonderen Charakter, von einem bestimmten Temperament, kurz von der Persönlichkeit als solcher[1]). Sie wirkt sich in vielen Einzelheiten aus und gibt dem Handeln, den Reaktionen auf bestimmte Reize u. s. w. eine besondere Note. Viele rein körperliche Züge lassen uns Rückschlüsse auf Eigenschaften ziehen, die psychisch bedingt sind. Körper und Geist offenbaren sich uns als Einheit. Körperliches Geschehen spiegelt sich in der Psyche wieder und umgekehrt. Wir unterliegen Stimmungen aller Art. Vielfach werden diese durch Vorgänge bestimmt, die in unmittelbarer Beziehung zu bestimmtem Stoffwechselgeschehen stehen. Gewiß wird man dereinst für manche Triebe, wie Durst, Hunger u. s. w., feinste Veränderungen in der Blutzusammensetzung mit ihren Auswirkungen verantwortlich machen. Ferner wird man Triebe, wie z. B. den Geschlechtstrieb, in noch

[1]) Vgl. hierzu *E. Kretschmer:* Körperbau und Charakter. J. Springer, Berlin 1922. Medizinische Psychologie. Georg Thieme, Leipzig 1926. — *Fr. Kraus:* Allgemeine und spezielle Pathologie der Person. Klinische Syzygiologie. Georg Thieme, Leipzig 1926. — *Walther Jaensch:* Grundzüge einer Physiologie und Klinik der psychophysischen Persönlichkeit. J. Springer, Berlin 1926.

engere Beziehung zum Einfluß bestimmter Inkretstoffe auf bestimmtes Geschehen im Zentralnervensystem bringen können. Wir wissen aus eigener Erfahrung, wie sehr uns Harn- und Stuhldrang beherrschen können. Wie sie sich, je höher sie steigen, um so umfassender auswirken und z. B. motorische Unruhe, ferner die Unmöglichkeit der Konzentrierung der Aufmerksamkeit u. s. w. bedingen. Wir alle kennen die Abhängigkeit unseres Befindens vom Ablauf vegetativer Funktionen. Wir fühlen uns wohl oder unwohl u. s. w. Wir haben ein Gefühl der Sättigung. Der Anblick einer Speise erweckt in uns Appetit u. s. w. Er kann aber auch je nach deren Aussehen u. s. w. das Gefühl des Ekels mit allen seinen Auswirkungen hervorbringen. Wir sind in unserem ganzen Innenleben von ungezählten Einflüssen abhängig, die der Außen-, aber auch der Innenwelt ihren Ursprung verdanken.

Wir haben die Sinneszellen mit Außenstationen verglichen, welche die Beziehungen des Organismus zur Außenwelt vermitteln und mittels dieser Funktion Bewußtseinsinhalt der mannigfaltigsten Art schaffen. Er wirkt sich bei uns in so mächtiger Weise aus, daß Instinkte an Bedeutung einbüßen und nicht mehr so vorherrschend sind, wie es in der Tierreihe der Fall ist. Von Sinnesorganen ausgehende Erregungen greifen, das sei an dieser Stelle nochmals hervorgehoben, auch tief in jenes Geschehen ein, das unseren Stoffwechsel als Teilvorgang des Stoffwechsels der gesamten Organismenwelt abgrenzt und ihn zugleich selbständig macht. Tierische Organismen kommen und gehen. Ihr Dasein stellt ein Glied innerhalb jener Kette dar, die die gesamte Organismenwelt, nämlich Pflanzen-, Mikroorganismen- und Tierwelt in all ihrer Mannigfaltigkeit zu einer Einheit zusammenfaßt. Unsere Nahrung paßt nicht in unseren Zellstaat hinein. Es bedarf zur Anpassung eines tiefgehenden Abbaus der größtenteils zusammengesetzten Nahrungstoffe. Es gilt Bau- und Energiematerial in eine Form zu bringen, die von den einzelnen Zell- und Gewebsarten verwendet werden kann. Dazu ist es notwendig, daß der ursprüngliche Funktionscharakter der einzelnen Zellbestandteile — unsere Nahrung besteht ja größtenteils aus spezifisch gebautem Zellmaterial — verwischt wird. Das besorgt die Verdauung. Sie untersteht der Wirkung von Verdauungssäften. Ihre Abgabe erfolgt im Anschluß an entsprechende Reize. Reflexvorgänge beherrschen die Tätigkeit der Verdauungsdrüsen und -drüschen. So helfen Sinnesorgane mit, Beziehungen der Außenwelt über den Verdauungsvorgang zur Innenwelt knüpfen. Es wird die Nahrung dem einzelnen Organismus angepaßt. Zugleich wird dafür gesorgt, daß sie im Verdauungskanal fortbewegt wird. Fördernde und hemmende Einflüsse von seiten des sympathischen und parasympathischen Nervensystems greifen dabei ein.

Mit diesem flüchtigen Rück- und Umblick, der sich nach allen Seiten hin leicht erweitern läßt, wollen wir zum Nachdenken anregen. Der Arzt hat es mit einem ganzen Organismus und dazu noch mit einer Persönlichkeit zu tun. Es genügt nicht, um seinen ganzen Zustand zu erkennen, bestimmte Abweichungen von der „Norm“ in den Funktionen dieses oder jenes Organsystemes festzustellen, vielmehr müssen die Auswirkungen klar erkannt werden, die der Ausfall von

bestimmten Leistungen im gesamten Geschehen des Organismus verursacht. Es kann auch die Abweichung vom gewohnten Gang eines Geschehens eine Anpassung an eine neue, durch Störungen erzwungene Konstellation sein. Die „normale" Funktion wäre in diesem Falle eine „verfehlte"! Neben den augenfälligen „objektiven" Erscheinungen fassen wir die Persönlichkeit ins Auge, denn sie soll behandelt werden! Jedes Individuum ist eine Besonderheit für sich, die sich in genau der gleichen Weise nicht wiederholt. Es reizt uns, Körper und Psyche in ihrer Ausdrucksfähigkeit und in ihrer gegenseitigen Gestaltungskraft abzuwägen. Das Leiden und auch die Freude graben ihre Schrift in die Gesichtszüge des Individuums ein. Die Körperhaltung ist je nach dem „Gemütszustand" eine verschiedene. Auch der Gang verrät uns vieles, was im „Innern" vorgeht. Er kann elastisch oder müde u. s. w. sein. Überall stoßen wir auf Auswirkungen von Vorgängen insbesondere im sympathischen Nervensystem. Die Haut ist vielfach ihr Spiegel! Eine Fülle von Anhaltspunkten für „inneres" Geschehen aller Art tritt uns bei aufmerksamer Betrachtung des einzelnen Individuums entgegen. Sie alle wollen beachtet sein. Der Arzt analysiert den Zustand des Kranken. Er wendet möglichst exakte Methoden an, um bestimmten Störungen auf die Spur zu kommen. Vergesse er nicht auch die Synthese! Es gilt ein Gesamtbild des erkrankten Organismus in sich aufzunehmen! Es gibt im strengen Sinn des Wortes keine lokalisierte Störung. Es wirkt sich jede, auch die kleinste Veränderung, im Gesamtbetriebe des Organismus in irgendeiner Form aus. Selbst ein einfacher Knochenbruch bedeutet mehr als eine Diskontinuität eines Gewebes! Er wirkt sich, wie die zur Wiederherstellung seiner Kontinuität einsetzenden Vorgänge zeigen, in mehr oder weniger weitem Umfange aus. Es gilt, den Schaden zu beseitigen. Sofort setzen von seiten der verschiedensten Gewebe Maßnahmen mit dem Erfolg ein, daß wieder ein den an ihn gestellten Ansprüchen gewachsener einheitlicher Knochen entsteht. Dazu sind vielerlei Vorgänge notwendig, an denen sicherlich Inkretionsorgane beteiligt sind. Ferner muß das entsprechende Material zur Stelle sein. Das verletzte Periost tritt in Tätigkeit. Kurz und gut, es setzt eine seit langer Zeit in diesem Umfange für den Organismus unbekannte Leistung ein. Wird die verletzte Gliedmaße ruhig gestellt, dann ereignen sich allerlei unerwünschte Folgeerscheinungen. Die Muskulatur atrophiert. Es ergeben sich oft auch Veränderungen in Gelenken, wenn diese z. B. mit eingegipst sind. Der gesamte Organismus steht unter anderen Bedingungen, wenn eine Gliedmaße außer Funktion gesetzt oder in dieser auch nur beeinträchtigt ist. Erst als man begann, neben dem Bestreben den Knochenbruch zu heilen, das gesamte Individuum zu betrachten, erkannte man, daß es notwendig ist, alles das zu vermeiden, was ohne Not den durch den Bruch hervorgerufenen Schaden zu vermehren geeignet ist. Seit dieser Zeit haben wir Gehverbände und aktive und passive Betätigung jener Muskeln, die bei der Stillegung der Atrophie verfallen würden. Gleichzeitig werden Kreislauf und Atmung bei der raschen Wiederherstellung des Gehvermögens von den Beschränkungen des Dauerliegens befreit. Dieses einfache Beispiel möge dartun, wie wir das Studium der Funktionen des Organismus

aufgefaßt wissen möchten. Es gilt nicht Wissen anzusammeln und eine Fülle von Einzeltatsachen zu speichern, vielmehr muß unser Bestreben sein, die Assoziationsbahnen zu betätigen und überallhin Verbindungen zu knüpfen. Unser Gehirn ist plastisch! Es ist an uns, seinen Inhalt zu formen und mannigfaltige Beziehungen auszubauen!

Wir haben mit bestimmter Absicht einerseits Sinneszellen, die ihnen zugehörige Bahn und die mit ihr verbundenen zentralen Stätten als Einheit dargestellt und andererseits die motorischen Zentren in Zusammenhang mit den Erfolgsorganen betrachtet und schließlich Sensibilität und Psyche in unmittelbarem Zusammenhang mit der Motilität zur Darstellung gebracht, um zuletzt die gesamten Systeme, die im Nervengewebe vereinigt sind, als eine Einheit — zusammengesetzt aus Einzelorganen — hervorzuheben. Wir wollten dadurch verhüten, daß jeder einzelne Anteil am Organismus isoliert für sich angesehen wird, und darüber die Zusammenhänge der Teilfunktionen in Gestalt von Gesamtleistungen übersehen werden. Morphologische und funktionelle Einheiten sind im Organismus zu Gemeinsamkeiten mannigfacher Art zusammengefaßt. Wechselbeziehungen in unendlicher Fülle ergeben das, was wir Leistungen des Einzelorganismus nennen. Sie zu erfassen, ist unsere Hauptaufgabe. Dem Zergliedern von Gesamtfunktionen in ihre Anteile muß die Synthese der ersteren aus den letzteren folgen. Wenden wir den Blick vom Einzelgeschehen weg zu Gesamtfunktionen, dann erscheint uns manche Erscheinung bei Störungen irgendwelcher Einzelvorgänge in ganz anderem Lichte. Der Ausfall einer Inkretion darf z. B. nicht nur von dem Gesichtspunkte aus betrachtet werden, daß nun Inkretstoffe bestimmter Art und damit deren Wirkungen fehlen, vielmehr gilt es Umschau zu halten, ob nicht bestimmte Erscheinungen dadurch hervorgerufen sind, daß Sendboten eines anderen Inkretionsorganes infolge Fehlens des Einflusses derjenigen des gestörten Organes nunmehr allein ihre Wirkung entfalten. Es fehlt die Gegenwirkung. Der sonst immer wieder hergestellte Gleichgewichtszustand kommt nicht mehr zustande, weil nun ein bestimmter Einfluß die Vorherrschaft hat. Vielleicht wäre die Störung eine geringere, wenn dieser auch ausgeschaltet wäre! Wir erinnern uns bei diesem Gedankengange der Beobachtung, daß die Ausschaltung von die Magenbewegung hemmenden Bahnen zu schweren Störungen führt, weil nunmehr die jene fördernden allein wirksam sind[1]). Fallen auch diese weg, dann ist der Schaden bedeutend geringer. Wir müssen uns auch beim Ausfall von Funktionen von Teilorganen der Großhirnrinde und auch beim Versagen von subkortikalen Zentren von gleichen Gesichtspunkten aus, wir wir sie eben dargelegt haben, immer die Frage vorlegen, wie die auftretenden Erscheinungen im Einzelfall aufzufassen sind. Es sind der Möglichkeiten viele. Handelt es sich um einfache Ausfallserscheinungen, d. h. arbeiten die unberührt gebliebenen Zentren in gewohnter Weise weiter und stellen die zutage tretenden Symptome Erscheinungen dar, die ausschließlich mit dem Ausbleiben bestimmter Funktionen in Zusammenhang stehen? Oder kommen durch den Wegfall übergeordneter Zentren untergeordnete zur Geltung, weil die Regelung ihrer Tätigkeit von seiten der ersteren fehlt?

[1]) Vgl. Physiologie I, S. 31.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß dem zuletzt genannten Umstande eine große Bedeutung zukommt[1]). Es liegt sicherlich oft ein Zustand vor, den man mit einer Enthemmung vergleichen kann, wobei wir uns vorzustellen haben, daß zahlreiche Erregungen, die von den verschiedensten Stellen her bei einem Zentrum eintreffen, vielfach dadurch unwirksam werden, daß von anderen Stellen aus auch solche eintreffen, wobei es zu Auslöschungserscheinungen kommen kann. Fehlt der Zufluß von Erregungsvorgängen von dem einen Gebiete aus, dann werden viele Erregungen, die zuvor zu keinem Erfolge führten, sich auswirken können. Weiterhin kann ein zerstörtes Gebiet dadurch zu Störungen Anlaß geben, daß es die Vermittlung zwischen verschiedenen Zentren hatte. Es war vielleicht Umschaltestation für Erregungen. Von diesen Gesichtspunkten aus verdient jeder Einzelfall einer Störung im Gebiet des Zentralnervensystems eine sorgfältige Analyse, und insbesondere ist das Augenmerk auf die vermehrte Betätigung untergeordneter Zentren zu richten.

Erfolgt innerhalb des Zentralnervensystems plötzlich eine Störung — zumeist sind es ja beim Menschen Blutungen oder Gefäßverstopfungen durch Embolien (wir erinnern uns hierbei der S. 540 mitgeteilten Tatsache, daß die Gehirnarterien Endarterien darstellen) —, dann sind die daran sich anschließenden Erscheinungen zumeist außerordentlich viel umfassendere, als sie nach einiger Zeit verbleiben. Dieser Umstand hat viel zu denken gegeben. Es handelt sich dabei nicht nur um eine Funktionsstörung von nicht unmittelbar verletzten Zentren z. B. durch Druck von seiten von aus Blutgefäßen ausgetretenem Blut, vielmehr wirkt sich die Unterbrechung von Leitungsbahnen und die Ausschaltung von Zentren in irgendeiner Form auf mehr oder weniger weite an und für sich — im morphologischen Sinne — nicht betroffene Gebiete aus. Haben wir uns mit der Vorstellung vertraut gemacht, daß die einzelnen Teilgebiete des Zentralnervensystems unter sich in mehr oder weniger engen Beziehungen stehen, dann wird verständlich, daß bei Unterbrechung von solchen weite Gebiete in Mitleidenschaft gezogen werden können. Vielleicht spielen auch jene Ströme dabei eine Rolle, die wir S. 171 ff. als Längsquerschnittströme kennengelernt haben. Sie führen vielleicht zu Auslöschungen von Erregungen. Es könnte auch sein, daß bestimmte Produkte, die im Zusammenhang mit der Ausschaltung von Anteilen des Zentralnervensystems z. B. durch Abbauvorgänge aus Gewebstrümmern gebildet werden, dazu führen, daß „Fernwirkungen“ zustande kommen. Man muß auch an die Möglichkeit von Störungen der Blutversorgung denken, die weite Gebiete in Mitleidenschaft ziehen können. Sicher ist, daß auch dann über das ausgeschaltete Gebiet hinaus Ausfallserscheinungen feststellbar sind, wenn die Außerfunktionsetzung ohne jede Verletzung erfolgt. Wir haben seinerzeit (S. 17) eine solche Methode kennengelernt. Sie beruht auf lokaler Abkühlung von Anteilen des Zentralnervensystems. Auch hierbei zeigt sich der Umfang der Störung als umfassender, als der experimentell

---

[1]) Vgl. hierzu insbesondere *C. v. Monakow:* Die Lokalisation im Großhirn und der Abbau der Funktion durch kortikale Herde. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1914. — Vgl. auch *H. Head:* Proceed. of the royal soc. **92** (B). 184 (1921).

ausgeschalteten Zone entspricht. *Monakow*[1]) hat von einer Diaschisis gesprochen und sie dem Shock (vgl. hierzu S. 458) gegenübergestellt. Ist auch das Wesen des ganzen Vorganges noch nicht klar erkannt, und können wir deshalb auch nur Vermutungen über sein Zustandekommen äußern, so haben wir seiner doch an dieser Stelle etwas eingehender gedacht, und zwar deshalb, weil uns sein Auftreten einen weiteren Anhaltspunkt dafür abgibt, wie sehr die Funktionen der einzelnen Nervenzellen von Einflüssen abhängig sind, die von anderen Zellgebieten ausgehen. Es sei in dieser Hinsicht noch auf das hingewiesen, was wir wiederholt über die Bereitschaftsstellung von Nervenzellgebieten zur Ausführung bestimmter Funktionen zum Ausdruck gebracht haben. Möglicherweise spielt dabei das sympathische Nervensystem eine bedeutsame Rolle. Es ist vielleicht auch an jenen Vorgängen mitbeteiligt, die der „Diaschisis" zugrunde liegen, d. h. es fehlt infolge Ausfalls von Funktionen des genannten Nervensystems die zur Durchführung bestimmter Leistungen erforderliche Ausbildung eines bestimmten Zustandes.

Das Wiederkehren von Funktionen kann mannigfache Ursachen haben. Es kann sein, daß andere Zentren einspringen, bzw. bei Umschaltungen andere Bahnen Verwendung finden. Ferner liegen die Verhältnisse vielleicht ähnlich, wie im Sympathikusgebiete. Wir beobachten nach Zerstörung von Rückenmarksanteilen zunächst schwere Ausfallserscheinungen in jenem. Zugehörige Blutgefäßgebiete sind erweitert und passen sich den vorhandenen Anforderungen nicht mehr an. Sphinkteren klaffen u. s. w. Nach einiger Zeit übernehmen peripher gelegene Nervenzellen die unterbrochene Funktion. Ebenso könnte es sein, daß Zentren, die unter normalen Verhältnissen von anderen aus Impulse empfangen und ihnen folgend tätig sind, selbständig werden, wenn die Erregungszuleitungen ausbleiben.

Wir haben nun kennengelernt, welch hohe Bedeutung insbesondere die Großhirnrinde für uns hat. An ihre Funktionen ist das Bewußtsein — Empfinden, Wollen, Denken, Gedächtnis — gekettet. Wir haben aber fernerhin — zunächst an Hand von Beobachtungen an Tieren — erfahren, in welch erstaunlich weitem Umfange nach Wegnahme des Großhirns noch zahlreiche Funktionen des Organismus möglich sind. Das sympathische und parasympathische Nervensystem vollführen ihre Aufgaben weiter und das Rückenmark, das verlängerte Mark und die im Kleinhirn, Mittel- und Zwischenhirn eingebauten Systeme ermöglichen, wie wir in den Vorlesungen 1 und 3 eingehend erörtert haben[2]), noch in weitgehendem Ausmaße Leistungen der quer-

---

[1]) *C. v. Monakow:* Die Lokalisation im Großhirn und der Abbau der Funktion durch kortikale Herde. 7 ff. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1914. — *Otto Veraguth:* Schweiz. Arch. f. Neurol. u. Psych. **13**. 644 (1923). Hier findet sich das ganze Problem an Hand der einschlägigen Literatur besprochen. — [2]) Vgl. die Literatur S. 16. Vgl. insbesondere *Goltz: Pflügers* Archiv. **51**. 570 (1892). — *Hermann Munk:* Über die Funktionen der Großhirnrinde. Gesammelte Mitteilungen. 2. Aufl. August Hirschwald, 1890; Neue Folge. 1909. — *M. Rothmann:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **38**. 267 (1910). — *Hans Rothmann:* Z. f. d. ges. exper. Neurol. u. Psychiatrie **87**. 247 (1923). — Vgl. über Beobachtungen an Katzen: *J. G. Dusser de Barenne:* Arch. néerl. de physiol. **4**. 31 (1919). — *B. Brouwer:* Ebenda. **4**. 124 (1919).

gestreiften Muskulatur. Es liegen Beobachtungen an Tieren verschiedener Klassen vor. Wir wollen an dieser Stelle unsere Mitteilung über Befunde an großhirnlosen Tieren dahin ergänzen, daß wir vor allem der Ausfallserscheinungen auf Sinnesgebieten und auf dem Gebiete der Psyche gedenken. *Rothmann*, der einen großhirnlosen Hund während dreier Jahre zu beobachten Gelegenheit hatte, berichtet, wie übrigens auch *Goltz*, dem wir die ersten Versuche am Hunde auf diesem Gebiete verdanken, daß das Versuchstier starken Bewegungsdrang aufwies. Es bewegte sich im Schritt und auch im Trab und Galopp, und zwar sowohl gradaus als auch im Kreise nach beiden Seiten. Die Bewegungen waren im wesentlichen normale. Das Sehen war vollkommen aufgehoben. Pupillen- und Blinzelreflexe waren erhalten[1]). Bei der Sektion des Versuchstieres ergab sich, daß die Sehnerven, das Chiasma und der Tractus opticus unversehrt waren. Ebenso waren die vorderen Vierhügel unbeschädigt, dagegen zeigte das Corpus geniculatum externum Folgen des operativen Eingriffes. Aus diesem Befunde läßt sich ableiten, daß für die Durchführung der erwähnten Reflexe Zentren des Zwischen- und Mittelhirns genügen. Schwierig ist die Beurteilung des Hörvermögens des großhirnlosen Hundes. Auf Schallreize folgten Ohr- und Kopfbewegungen, und zwar im Sinne einer Lokalisation der Schallquelle. Von besonderer Bedeutung ist eine im Laufe der Zeit erfolgte beträchtliche Vervollkommnung der Reaktionen auf akustische Einwirkungen. Erhalten waren das Corpus geniculatum mediale und die Corpora quadrigemina posteriora. Ferner war die laterale Schleife unverändert. Es fanden sich auch unversehrte Zellgruppen im Corpus trapezoideum und in der Olive. Soll man nun die erwähnten Reaktionen auf Schallreize als in Zusammenhang mit einer Schallempfindung stehend betrachten? Dafür liegt ohne Zweifel kein Anlaß vor. Wir haben schon seinerzeit darauf hingewiesen[2]), daß Ohr- und auch Kopfbewegungen unabhängig von Schallempfindungen rein reflektorisch herbeigeführt werden können. Für eine solche Auffassung der beim großhirnlosen Hunde beobachteten, im Anschluß an Schallreize erfolgten Bewegungsvorgänge spricht auch, daß er nie in das Bellen anderer Hunde einstimmte. Das Geruchsvermögen war ausgeschaltet, dagegen war Geschmacksempfindung — allerdings in nur geringem Ausmaße — auslösbar. Das Körpergleichgewicht wurde auch dann gut eingehalten, wenn absichtlich Störungen desselben verursacht wurden. Es kam sofort zu Gegenmaßnahmen. Obwohl der Thalamus beiderseits beschädigt war, bestand somit Lagegefühl. Im Gebiete der von der Haut und den tiefer gelegenen Geweben, insbesondere der Muskulatur auslösbaren Empfindungen waren Störungen vorhanden, jedoch offenbar zum Teil geringfügiger Natur, wenigstens wurden die Pfoten in der Regel richtig aufgesetzt. Ebenso waren, wie schon erwähnt, die Bewegungen des Tieres annähernd normal. Völlig vermißt wurden Reaktionen auf Temperaturreize. Sie erfolgten nur dann, wenn diese so gehalten waren, daß es zur Auslösung von Schmerzgefühl kam. Es wurden dann Schmerzlaute

---

[1]) Beim Affen fehlt der Blinzelreflex nach Großhirnexstirpation. Vgl. *A. Karplus* u. *A. Kreidl:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 155 (1914). — [2]) Vgl. Physiologie III, 356.

ausgestoßen; ferner schnappte das Tier nach der Stelle der Reizeinwirkung.

Was nun die psychischen Leistungen des großhirnlosen Hundes anbetrifft, so muß ein Unterschied zwischen der ersten und der späteren Zeit gemacht werden. Es war zunächst in jeder Hinsicht sowohl auf affektivem als intellektuellem Gebiete vollkommener Blödsinn vorhanden. Es bestand Apathie. Es zeigten sich keine Gefühlsregungen und -äußerungen, die auf irgendwelche intellektuellen Funktionen hätten schließen lassen. Das großhirnlose Tier zeigte keine Freude und auch keine Furcht. Eigenartig ist die Beobachtung von außerordentlich starken Wutanfällen bei großhirnlosen Hunden. Sie traten im Laufe des ersten halben Jahres nach der Operation auf. Es genügte der geringste Anlaß, um sie auszulösen. In späterer Zeit traten sie zurück. Es gelang durch Krauen des Kopfes anscheinend angenehme Gefühle hervorzurufen. Das Tier knurrte dabei leise. Beziehungen zu anderen Hunden kamen nie zustande. Es fehlten geschlechtliche Regungen. Überraschenderweise entwickelte sich im Laufe der Zeit aus dem Bewegungsautomaten mehr und mehr ein sich aus eigenem Antrieb frei im Raume bewegendes Lebewesen. Die Leistungen der niederen Zentren steigerten sich immer mehr und ermöglichten die Durchführung recht komplizierter Reflexe und Leistungen. Es ließ sich vor allem ein Einfluß der Übung nachweisen. Bemerkenswert ist vor allem auch die Fortentwicklung der Nahrungsaufnahme. Zunächst bestand Unfähigkeit des Vermögens, zu fressen. Es stellte sich dann wieder ein. Sobald die Schnauze des Tieres mit dem Futter in Berührung kam, setzte der Freßakt ein. Nach und nach „lernte" das großhirnlose Tier das Futter aufsuchen und spontan zu fressen. Wenn man bedenkt, daß es aller höheren Sinnesleistungen entbehrte, so ist das eine erstaunliche Leistung. Interessant ist, daß großhirnlose Hunde abmagern, wenn man ihnen nicht, ihrem Triebe folgend, übernormal große Futtermengen zur Verfügung stellt. Die Freßlust ist eine stark gesteigerte. Hervorgehoben sei noch, daß Wachsein und Schlaf in normaler Weise wechselten. Wird außer dem Großhirn noch das Striatum fortgenommen, dann ist die Störung, wie wir schon S. 69 erfahren haben, eine außerordentlich viel größere.

Es ist nun von größtem Interesse, daß auch Beobachtungen an großhirnlosen Menschen vorliegen. So ist von *Edinger* und *Fischer*[1]) ein Kind beschrieben worden, das $3^3/_4$ Jahre lebte, und bei dem bei der Sektion an Stelle des Großhirnes den Hemisphären entsprechend zwei dünnwandige Zysten gefunden wurden. Es war keine einzige Nervenfaser feststellbar, die vom Hemisphärenteil zum Paläenzephalon zog. Das Striatum der einen Seite war ganz normal, auf der anderen fehlte das Kaudatum und das Putamen. Das Pallidum dagegen war auf beiden Seiten fast normal entwickelt. Das Paläenzephalon, insbesondere das Zwischen- und Mittelhirn, war normal bis auf sekundäre Degenerationen in diesen Hirnteilen und eine völlige Atrophie der Pyramidenbahnen. Das gleiche gilt von den Ponsganglien und dem

[1]) *L. Edinger* u. *B. Fischer: Pflügers* Archiv. **152**. 535 (1913).

Kleinhirn. Das Kind nahm nach der Geburt die Brust sofort an und zeigte normalen Saugreflex. In der sechsten Woche stellte es das Saugen ein. Es wurde nun durch Einflößen von Milch mittels eines Löffels ernährt. Im Laufe des vierten Monates wurde versucht, die Nahrung mit der Saugflasche zuzuführen. Es gelang. Das Kind griff nie mit den Händen nach der Flasche. Es zeigte auch nie irgendwelche Anzeichen von Hunger und Durst. Es lag während des ganzen ersten Jahres mit starr gestreckten Armen und Beinen da. Es bewegte sich in keiner Weise und schien sich in einer Art von Schlafzustand zu befinden. Gegen Ende des ersten Lebensjahres traten Erscheinungen des Opisthotonus auf. Vom zweiten Jahre bis zum Lebensende schrie das Kind Tag und Nacht. Es ließ sich nur durch Reiben des Kopfes zeitweise beschwichtigen, oder auch dadurch, daß es aufgehoben wurde. Es zeigte nie Zeichen von Unbehagen, wenn es im Harn oder Kot lag. Die Augen waren stets nach oben gerichtet. Irgendwelche Anzeichen dafür, daß es Lichtempfindung hatte, waren nicht vorhanden. Bei starker Belichtung wurden die Augen geschlossen. Bei lauten Geräuschen wurde wiederholt ein Zusammenschrecken festgestellt. Wurden die Fingerbeeren gekniffen, so erfolgte keine Reaktion. Interessanterweise trat der Saugreflex nur dann in Tätigkeit, wenn aus der Saugflasche Milch floß. Es scheint, daß vom Geschmackssinn aus Empfindungen auslösbar waren. Obwohl sich die Mutter viel mit dem Kinde abgab, kam es nie zu irgendwelchen Anzeichen von psychischen Äußerungen. Es fehlte jede Mimik.

Ein ähnlicher Fall ist der folgende[1]). Es handelte sich um ein Kind, das drei Vierteljahre alt geworden ist. Bei der Sektion zeigte es sich, daß die gesamte Hirnrinde bis auf Teile des Temporal- und Okzipitalhirnes degeneriert war. Das Kind schrie mit tonloser Stimme. Es trank und entleerte regelmäßig Harn und Kot. Es zeigte jedoch keine spontanen Lust- und Unlustäußerungen und kein Mienenspiel. Auch bei diesem Kinde bestand opisthotonische Haltung; ferner war hochgradige Rigidität in der gesamten Muskulatur bei wenig gesteigerten Reflexen vorhanden.

Wir erkennen aus dieser Darstellung den großen Unterschied zwischen einem großhirnlosen Tier (z. B. Hund und Affen) und einem Menschen ohne Großhirn. Während das erstere noch durchaus gehfähig ist und über die erste Zeit hinübergebracht, schließlich sogar sein Futter spontan aufnehmen kann, ist der großhirnlose Mensch ohne jede Bewegungsmöglichkeit. Er ist vollkommen hilflos und würde jederzeit zugrunde gehen, wenn die Ernährung nicht geregelt würde. Diese Feststellung einer überragenden Bedeutung des Neuhirnes für Funktionen, die bei Tieren auch ohne seine Mitwirkung noch in recht weitem Ausmaße möglich sind, läßt uns klar erkennen, daß wir die an tierischen Organismen nach Fortnahme von Hirnteilen gemachten Beobachtungen nicht ohne weiteres auf die bei uns herrschenden Verhältnisse übertragen dürfen. Gegen die Annahme einer großen Kluft, die sich zwischen Mensch und Tier auf Grund ihres Verhaltens beim

---

[1]) *A. Jakob:* Die extrapyramidalen Erkrankungen. S. 250 ff. J. Springer, Berlin 1923.

Fehlen der Großhirnfunktionen aufgetan hat, könnte man folgendes geltend machen. Die Versuchstiere waren vor dem Verlust des Großhirnes lange Zeit in seinem Besitze gewesen. Von ihm aus waren bestimmte Funktionen geregelt worden. Fällt es weg, dann könnten manche der einmal eingefahrenen Funktionen von tiefer liegenden Zentren aus weitergeleitet werden. Bei den beiden großhirnlosen Menschen waren nie Beziehungen zwischen Großhirn und anderen Hirnteilen möglich gewesen. Es ist nicht wahrscheinlich, daß die Erscheinungen wesentlich andere sein würden, wenn ein Mensch nachträglich sein Großhirn einbüßen würde. Immerhin muß mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß das Gesamtbild in einigen Zügen verändert sein könnte.

Vorlesung 23.

Weitere Funktionen des Zentralnervensystems

(Fortsetzung).

Schlaf. Hypnose. Suggestion.

Wir wollen uns nun noch einem eigenartigen Geschehen zuwenden, das seit jeher von vielen Gesichtspunkten aus Interesse erweckt und zu vielen Studien angeregt hat. Es ist dies die Erscheinung des Schlafes. Wir bemerken in der ganzen Organismenwelt, soweit sie Beobachtungen in dieser Hinsicht zuläßt, einen periodischen Wechsel im Ausmaß der Zelltätigkeit. Diese ist bald in verschieden hohem Maße gesteigert, bald ruht sie mehr oder weniger. Beim tierischen Organismus und darüber hinaus auch bei der Pflanzenwelt unterscheiden wir einen Wach- und einen Schlafzustand. In der Regel ist es die Tageszeit, die diese Zustände scheidet. In diesem Zusammenhange sei kurz erwähnt, daß es Tiere gibt, bei denen außer der Tageszeit auch noch die Jahreszeit, und zwar jene, in der die Erreichung von Nahrung erschwert ist, für einen über das gewöhnliche Maß ausgedehnten Ruhezustand maßgebend ist. Es ist dies bei den sog. Winterschläfern der Fall[1]). Sie bereiten sich in mannigfacher Weise auf den Winterschlaf vor. Sie sammeln Vorräte für eine spätere Futteraufnahme und füllen auch durch entsprechende Nahrungsaufnahme die Vorratskammern ihres eigenen Körpers — mit Glykogen und Fett — an. Während des Dauerschlafes, der übrigens wiederholt unter Nahrungsaufnahme unterbrochen wird, ist der gesamte Stoffwechsel stark herabgesetzt. Zugleich sind die Funktionen der einzelnen Organsysteme vermindert. Herz- und Atemtätigkeit sind auf ein Minimum eingestellt. Der Verdauungskanal mit seinen Anhangsdrüsen ruht. Es scheint, daß auch die Inkretionsorgane oder doch einzelne davon ihre Tätigkeit ganz aufgeben oder doch auf ein Minimum verringern.

So bekannt der Schlafzustand als solcher auch ist, so schwer ist es, ihn in seinem Wesen zu erfassen. Darüber besteht kein Zweifel, daß er der Erholung dient. Er steht jedoch in keinem unmittelbaren

---

[1]) *A. Horvath: Pflügers* Archiv. **12**. 278 (1876); Verhandl. der physik.-med. Gesellsch. in Würzburg. N. F. **12**. 139 (1878); **13**. 60 (1879); **14**. 55 (1880); **15**. 187 (1881). — *M. S. Pembrey:* J. of physiol. **27**. 66 (1901); **29**. 195 (1903). — *V. Henriques:* Skand. Archiv f. Physiol. **25**. 15 (1911). — Vgl. weitere Literatur bei *L. Merzbacher:* Ergebnisse der Physiol. (herausgeg. von *Asher-Spiro*). **3**. (2). 214 (1904). — *H. Nagai:* Z. f. allg. Pysiol. **9**. 243 (1909).

Zusammenhang mit körperlicher oder geistiger Ermüdung, d. h. er wird von ihr nicht ohne weiteres bedingt. Wäre der Grad der Ermüdung maßgebend, dann würde der Schlaf in Anpassung an das verschiedene Ausmaß körperlicher und geistiger Betätigung den Wachzustand in unregelmäßiger Folge ablösen. Die Erfahrung zeigt, daß nach großen körperlichen und auch geistigen Anstrengungen der Schlaf uns fliehen kann. Man hat von einer Überermüdung gesprochen, doch können wir mit der bloßen Bezeichnung als solcher nicht viel anfangen. Wir möchten gerne wissen, wie sie sich von dem gewöhnlichen Ermüdungszustand unterscheidet. Der Schlaf ist wohl im allgemeinen weniger die Folge einer schon eingetretenen umfassenderen Ermüdung als vielmehr ein Schutz vor der Ausbildung eines Erschöpfungszustandes[1]). Der Schlafzustand hat für den Arzt schon deshalb ein sehr hohes Interesse, weil Störungen desselben häufig sind. Ihre Bekämpfung mit Schlafmitteln bedeutet in der Regel die Ausschaltung eines Symptoms, das auf einen nicht normalen Ablauf von Funktionen des Organismus hinweist. Eine Beseitigung der Ursache der „Schlaflosigkeit" findet damit zumeist nicht statt. Würden wir klar erkennen, in welcher Art und Weise der Wachzustand in denjenigen des Schlafens übergeführt wird, und welche Vorgänge diesem Übergang zugrunde liegen, dann vermöchten wir wahrscheinlich — in vielen Fällen wenigstens — eine kausale Behandlung der Schlafstörung einzuleiten.

Betrachten wir zunächst die wesentlichsten Unterschiede zwischen Schlaf- und Wachzustand. Sie betreffen physisches und psychisches Geschehen. Je mehr man sich mit den einzelnen Funktionen des Organismus während des Schlafes beschäftigt hat, umsomehr hat man erkannt, daß in ihm alle Lebenserscheinungen beeinflußt und gegenüber dem Wachzustand abgeändert sind. Wir gehen bei der Betrachtung der dem Schlafzustand eigentümlichen Verhältnisse am besten von jener Körperstellung aus, in der er bei uns gewöhnlich vollzogen wird, nämlich der horizontalen Lage. Es erfolgt mit dem Eintritt des Schlafzustandes eine weitgehende, jedoch nicht vollkommene Erschlaffung weiter Gebiete der Skelettmuskulatur. Die Ansprüche an den Stoffwechsel von ihrer Seite fallen damit auf ein Minimum. Es kommt dies auch am Verhalten der Körpertemperatur zum Ausdruck. Wir haben dieses Umstandes schon früher gedacht und darauf hingewiesen, daß sie in den frühen Morgenstunden ein Minimum aufweist[2]). Daß für die Tagesschwankungen der Körpertemperatur jedoch nicht nur der mehr oder weniger große Umfang des Stoffwechsels in Frage[3]) kommt, haben wir seinerzeit bereits eingehend erörtert[4]). Es ruht im Schlafe in keinem Augenblick die gesamte Skelettmuskulatur, vielmehr arbeitet die Atemmuskulatur

[1]) Vgl. hierzu *Ed. Claparède:* Esquisse d'une théorie biologique du sommeil. Arch. de physiol. **4**. 245 (1905). — [2]) Vgl. Physiologische Chemie II. S. 565. Vgl. auch ebenda über den Stoffwechsel im Schlaf S. 498, 501, 546. — [3]) Vgl. *Leathes:* Brit. med. j. **2**. 165 (1919). — *Collip:* J. of biol. chem. **41**. 473 (1920). — *Gustav Endres:* Biochem. Z. **142**. 53 (1923). — [4]) Vgl. hierzu insbesondere *F. G. Benedict* u. *J. T. Snell: Pflügers* Archiv. **90**. 33 (1902). — Vgl. auch *Hans Völker: Pflügers* Archiv. **216** (1927).

unentwegt weiter. In diesem Zusammenhang sei auch des nie über bestimmte kleine Pausen hinaus ausgedehnten Ruhezustandes des Herzmuskels gedacht. Es ist jedoch seine Tätigkeit während des Schlafes auch herabgemindert.

Besonders eingehend studiert worden ist das Verhalten der Atmung im Schlafzustand. Sie wird verlangsamt und zugleich vertieft. Sie wird ferner gleichmäßig. Besonders stark tritt die Zwerchfellatmung zurück. Die Atemkurve[1]) zeigt gegenüber derjenigen des Wachzustandes insofern eine Veränderung, als ihr absteigender Schenkel steiler ist. Auch schließt sich dieser ganz unmittelbar an den aufsteigenden Ast der Atemkurve an, d. h. Ein- und Ausatmung folgen sich unmittelbar. Hingegen ist die Pause zwischen Aus- und nachfolgender Einatmung in der Regel verlängert. Es ist offenbar die Wirkung des N. vagus, dessen Einfluß auf die Atemtätigkeit wir seinerzeit[2]) eingehend kennengelernt haben, herabgesetzt[3]). Von besonderem Interesse ist, daß die Erregbarkeit des Atemzentrums im Schlafzustand absinkt. Wir erkennen das daran, daß die Kohlensäurespannung unter Abnahme der Alkalireserve[4]) und Ansteigen der Wasserstoffzahl[5]) im Blute während des Schlafes infolge der eingeschränkten Lungenventilation zunimmt, ohne daß eine entsprechende Reaktion von seiten des genannten Zentrums erfolgt. Bei jener Erregbarkeit des Atemzentrums nämlich, wie sie dem Wachzustand eigen ist, würden die im Blute während des Schlafzustandes sich ausbildenden Verhältnisse zu einer lebhaften Reaktion im Sinne einer erhöhten Atemtätigkeit führen. Von besonders großem Interesse ist die Feststellung, daß die Kohlensäurespannung der Alveolarluft mit der Schlaftiefe parallel geht, d. h. sie ist um so höher, je tiefer der Schlaf ist[6]). Diese Beobachtung ergibt ein ausgezeichnetes Mittel, um die Tiefe des Schlafes während seiner Dauer festzustellen. Man hatte diese zunächst auf einem anderen Wege geprüft. So fragte man sich, wie stark z. B. ein akustischer Reiz sein muß, um eben zur Aufweckung auszureichen. So ließ man beispielsweise einen Pendel aus verschiedener Höhe auf eine Schieferplatte auffallen, und zwar zu verschiedenen Zeiten nach Beginn des Schlafes[7]). Zu dem gleichen Zwecke sind thermische, taktile und elektrische Hautreize verwendet worden[8]). In Abb. 207[9]), S. 608, ist eine sog. Schlaftiefenkurve wiedergegeben. Sie ist in der Weise gebildet worden, daß die Weckreize als Ordinaten und die Schlafzeiten als Abszissen eingetragen wurden. Man erkennt in Abb. 207 das rasche Absinken der Erregbarkeit der geprüften Sinnessysteme — es wurden immer stärkere Weckreize notwendig — in der ersten Stunde des Schlafzustandes. Es erreicht der Schlaf in dieser seine größte Tiefe, um sich dann in den folgenden Stunden mehr und

---

[1]) Vgl. hierzu Physiologie II, 390. — [2]) Vgl. Physiologie II, S. 403 ff. — [3]) Vgl. über *Cheyne-Stokes*sches Atmen im Schlaf bei *A. Mosso:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 441 (1878); Suppl. 37 (1886). — [4]) *K. Gollwitzer-Meier* u. *Chr. Krötz:* Biochem. Z. **154**. 82 (1924). — [5]) *H. Straub:* Deutsches Arch. f. klin. Med. **117**. 397 (1915). — Vgl. auch *J. B. Leathes:* The Brit. med. j. **2**. 165 (1919). — *G. Endres:* Biochem. Z. **132**. 220 (1922). — [6]) *E. Bass* u. *K. Herr:* Z. f. Biol. **75**. 279 (1922). — [7]) *E. Kohlschütter:* Z. f. rationelle Med. **17** (3). 209 (1863). — [8]) *O. Mönninghoff* u. *F. Piesbergen:* Z. f. Biol. **19**. 114 (1883). — [9]) Entnommen: *Kohlschütter:* l. c. Zitat [7]).

mehr abzuflachen. Erfolgt Aufwachen und Wiedereinschlafen, dann zeigt sich wieder der tiefe Schlaf der ersten Stunde.

Die Schlaftiefenkurve zeigt übrigens individuelle Schwankungen. Durch die erwähnte rasche Zunahme der Schlaftiefe, der dann in wechselndem Ausmaße eine bedeutende Abnahme derselben folgt, ist der Schlaf des gesunden Individuums ausgezeichnet. Das spontane Aufwachen erfolgt mit dem Gefühl der Erholung und des Ausgeschlafenseins. Bei vielen Menschen bringen die Arbeitsverhältnisse, manche Gewohnheiten und vor allem der Großstadtlärm einen Verlauf der Schlaftiefe mit sich, der sich wesentlich von dem geschilderten unterscheidet. Vgl. hierzu Abb. 208 und 209[1]). Die letztere zeigt in besonders eindringlicher Weise den Einfluß der Erholung — in Gestalt eines längeren Landaufenthaltes — auf den Verlauf des Schlafzustandes. Der veränderte Verlauf der Schlaftiefe ist dadurch gekennzeichnet, daß sie einmal keinen so hohen Grad erreicht, wie das sonst der Fall ist; ferner wird die größte Tiefe langsamer eingenommen. Der Schlaf bleibt dann längere Zeit ziemlich tief

Abb. 207.

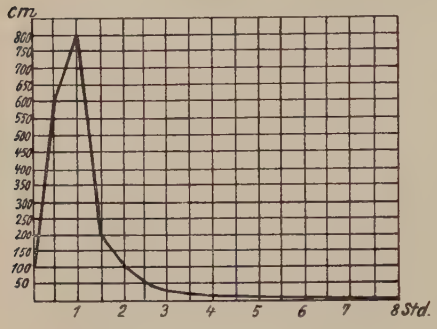


Abb. 208.

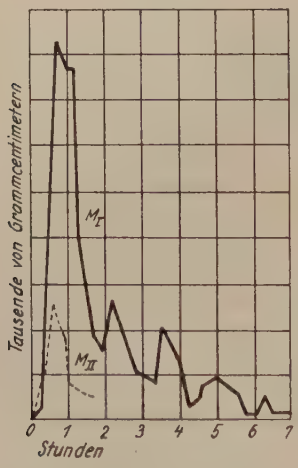


Abb. 209.

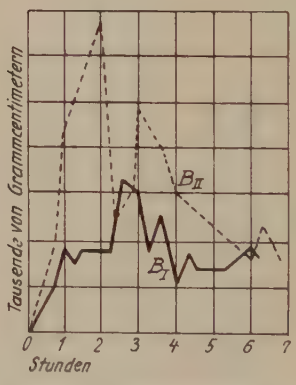


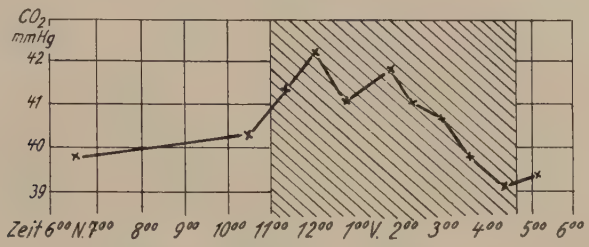
Abb. 208. Ausgezogene Kurve = Nachtschlaf, gestrichelte = Nachmittagsschlaf.
Abb. 209. Ausgezogene Kurve = Schlafkurve vor und gestrichelte Kurve nach längerem Erholungsaufenthalt.

und zeigt in den Morgenstunden erneut eine Vertiefung. Es handelt sich um Individuen, die schwer und unruhig einschlafen. Sie erwachen mit dem Gefühl des Unausgeschlafenseins. Erst im Laufe des Tages verschwindet das Müdigkeitsgefühl. Sie sind in der Regel erst in den

[1]) Entnommen: *Ed. Michelson:* Kraepelins psychol. Arbeiten. **2**. 84 (1897).

Nachmittags- und Abendstunden voll leistungsfähig. Zu diesem Typus des Schlafverlaufes gehören viele Geistesarbeiter. Ohne Zweifel spielt die Gewohnheit der Arbeitseinteilung bei seinem Zustandekommen eine große Rolle. Auch die Konstitution wirkt sich im Schlafverlauf aus. Es sind insbesondere Neurastheniker, die den zuletzt geschilderten Schlaftypus aufweisen.

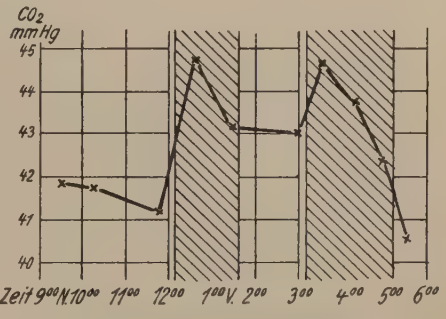
Abb. 210.



Kohlensäurespannungskurve. Schlafzeit schraffiert.

Man kann gegen die Verfolgung der Schlaftiefe durch Feststellung der Reizschwelle, die zum Aufwachen führt, mancherlei Einwände erheben. Es kann schon die Vorstellung, daß der Schlaf unter Aufsicht stattfindet und ein Aufwecken beabsichtigt ist, zu einer Beeinflussung des Schlafverlaufes führen[1]). Um so wichtiger ist es, daß die Bestimmung der Kohlensäurespannung in der Alveolarluft während des Schlafes — vgl. hierzu S. 607 —, die ohne jede Störung des Schlafenden durchgeführt werden kann, zu Ergebnissen geführt hat, die sich vollkommen mit den oben geschilderten Befunden decken. Vgl. hierzu Abb. 210 und 211[2]),[3]).

Abb. 211.



Kohlensäurespannungskurve. Schlafzeit schraffiert. Der Schlaf wurde an einer Stelle (nicht schraffierte Fläche zwischen den beiden schraffierten Anteilen) unterbrochen.

Der Verlauf des Schlafes ist schließlich noch durch Aufnahme von Bewegungskurven verfolgt worden[4]). Zu diesem Zwecke wurde das Bett so aufgehängt oder so auf dickwandige Gummiballons gestellt, daß die geringsten Bewegungen des Schlafenden mittels Schreibhebels auf eine sich bewegende Schreibfläche aufgezeichnet werden konnten. Es zeigte sich, daß während des Schlafes häufig Bewegungen ausgeführt werden. Vollkommen bewegungslose Perioden wurden mehrmals in den ersten,

[1]) Vgl. u. a. *Albert Haas:* Kraepelins psychol. Arbeiten. **8**. 228 (1923). — [2]) Entnommen: *Bass* u. *Herr:* l. c. Zitat [6]), S. 607. — [3]) Es ist auch der elektrische Körperwiderstand als Maß für die Schlaftiefe verwendet worden. Es zeigte sich, daß er im Schlafe bei eintretender Muskelerschlaffung ansteigt. Vgl. hierzu *P. Curt Richter:* Proceed. of the nat. acad. of sciences. **12**. 214 (1926). — [4]) *Szymanski:* Z. f. angewandte Psychol. **20**. 192 (1922).

jedoch auch in den mittleren Stunden des Schlafes gefunden. Es bedarf noch weiterer Untersuchungen unter Berücksichtigung des individuellen Schlaftypus, ehe es möglich sein wird, aus den während des Schlafes vor sich gehenden Bewegungen Schlüsse auf den Verlauf der Schlaftiefe zu ziehen. Von besonderem Interesse ist, daß Blinde, Taube und ferner Personen, die blind und taub waren, Bewegungskurven lieferten, die denen von Normalsinnigen durchaus entsprechen[1]). Insbesondere waren Einschlafen und Aufwachen in keiner Weise durch den Ausfall von Sinnesfunktionen beeinflußt. Wir kommen auf die Bedeutung dieser Beobachtung noch zurück.

Das Blut ist nicht nur während des Schlafzustandes im Sinne einer Abnahme der Alkalireserve und einer Verschiebung der Wasserstoffzahl verändert, vielmehr sind noch weitere Unterschiede gegenüber seiner Zusammensetzung im Wachzustand beobachtet worden. So ist ein Ansteigen der anorganischen Phosphorsäure im Blute und parallel damit eine vermehrte Ausscheidung dieser Säure im Harn zu beobachten[2]) während des Schlafes festgestellt[3]). Diese Erscheinung hängt offenbar mit der erhöhten Kohlensäurespannung im Blute zusammen. Sie läßt sich nämlich auch im Wachzustand durch Einatmung von Kohlensäure hervorrufen[4]). Ferner wird über eine Veränderung des Kalzium- und des Kaliumgehaltes[5]) des Blutes während des Schlafzustandes berichtet[6]). Zur Zeit steht nicht fest, ob der erstere während des Schlafzustandes erhöht oder erniedrigt ist[7]). Auch der Chlorgehalt des Harnes steigt während des Schlafes an und ebenso die Wasserstoffzahl[8]).

Wir haben schon S. 607 erwähnt, daß das Kreislaufsystem auch Änderungen aufweist, die in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Schlafzustand stehen. Die Zahl der Herzschläge verringert sich. Zugleich wird die Stärke der Herzmuskelkontraktionen geringer. Es fällt der Blutdruck[9]). Diese Erscheinung hängt nicht nur mit der verringerten Herztätigkeit zusammen, vielmehr kommt noch ein Nachlassen des Gefäßtonus hinzu[10]). Es ändert sich auch die Blutverteilung, und zwar nimmt die Blutmenge der Extremitäten und insbesondere auch der Haut zu, während diejenige der Eingeweide sinkt. Es ist sehr wahr-

---

[1]) Vgl. *Alois Kreidl* u. *Franz Herz: Pflügers* Archiv. **203**. 459 (1924). — [2]) *K. Gollwitzer-Meier* u. *Chr. Kroetz:* Biochem. Z. **154**. 82 (1924). — *Haldane, Wigglesworth* u. *Woodrow:* Proceed. of the royal soc., London. **96** (B). 1 (1924). — *R. E. Havard* u. *G. A. Reay:* The biochemical j. **19**. 882 (1925). — [3]) *Campbell* u. *Webster:* Biochem j. **16**. 506 (1922). — [4]) *J. B. S. Haldane, Wigglesworth* u. *Woodrow:* Proceed. of the royal soc. London. **96** (B). 1 (1924). — [5]) *E. Brauchli* u. *O. Schnider:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **119**. 240 (1926). — *V. Demole:* Ebenda. **120**. 229 (1927). — [6]) *R. Heilig* u. *Hans Hoff:* Klin. Wochenschr. **4**. 2194 (1926). — [7]) *M. Cloetta* u. *H. Thomann:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **103**. 260 (1924). — *V. Demole:* Ebenda. **120**. 229 (1927). — Vgl. auch *F. Glaser:* Klin. Wochenschr. 1492 (1924); Med. Klinik. 1237 (1924). — *H. Tomassen:* Klin. Wochenschr. 2055 (1924). — *M. Cloetta* u. *E. Brauchli:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **111**. 254 (1926). — [8]) *G. E. Simpson:* J. of biol. chem. **67**. 505 (1926). — [9]) *Klewitz:* Deutsches Arch. f. klin. Med. **112**. 38 (1913). — *Katsch* u. *Pansdorf:* Münchener med. Wochenschr. Nr. 50 (1922). — *E. Wiechmann* u. *J. Bamberger:* Z. f. d. ges. exper. Medizin. **41**. 37 (1924). — [10]) *A. Mosso:* Die Ermüdung. Leipzig 1892. — *Ernst Weber:* Der Einfluß psychischer Vorgänge auf den Körper, insbesondere auf die Blutverteilung. J. Springer, Berlin 1910.

scheinlich, daß namentlich im Kapillargebiet des Kreislaufes mannigfache Veränderungen vor sich gehen, und das ganze Kreislaufgebiet dadurch Einschränkungen erfährt, daß zahlreiche Kapillaren zum Verschluß kommen. Es wäre von größtem Interesse, genaueren Einblick in das Verhalten der Blutgefäßkapillaren in den einzelnen Organen im Schlafzustand des Organismus zu erhalten. Die Abnahme der Funktion mancher Gewebe erhält vielleicht dadurch eine einfache Erklärung, daß die Blutzufuhr, die durch die herabgesetzte Herztätigkeit an und für sich eine verminderte ist, noch eine weitere Einschränkung durch Verminderung des Kapillargebietes erfährt. Die Beobachtung, daß die Niere in der Regel während des Schlafes weniger Harn als im Wachzustand ausscheidet, erfährt von den gleichen Gesichtspunkten aus — Stillegung vieler Glomeruli, herabgesetzter Blutdruck — eine ausreichende Erklärung. In der ersten Zeit des Wachzustandes ist die Harnbildung im allgemeinen erheblich gesteigert.

Besonders eingehend ist die Blutversorgung des Gehirns im Schlafzustand studiert worden, hoffte man doch in ihr eine Ursache seines Zustandekommens finden zu können. Man hat vielfach die Gefäßweite als Maß für die Blutzufuhr zum Gehirn betrachtet. Das ist natürlich nicht angängig. Es kommt nicht allein darauf an, wieviel Blut im Augenblick einem Organ zur Verfügung steht, sondern vor allem, wie oft es gewechselt wird, d. h. es spielt die Durchströmungsgeschwindigkeit eine große Rolle. Die Meinungen über das Verhalten der Blutgefäßweite in der Schädelhöhle im Schlafzustand weichen erheblich voneinander ab. Vorwiegend ist beobachtet, daß sich die sichtbaren Blutgefäße beim Beginn des Einschlafens erweitern. Dabei nimmt das Hirnvolumen zu[1]). Im Verlauf des Schlafes zeigen sich unregelmäßige Schwankungen des Hirnpulses und -volumens.

Im Anschluß an die herabgesetzte Blutzufuhr — die Durchströmung aller Organe ist verlangsamt — senkt sich der Stoffwechsel der einzelnen Zellsysteme. Leider wissen wir nichts über das Verhalten der Inkretionsorgane. Da Inkrete für die Durchführung des Stoffwechsels von größter Bedeutung sind, und sie bald da, bald dort regelnd eingreifen, so dürfte ihre Abgabe im Schlafzustand in Anpassung an die allgemein herabgesetzten Leistungen des Organismus eingeschränkt bis aufgehoben sein, ja es ist vielleicht die Stilllegung des einen oder anderen Inkretionsorganes sogar von wesentlicher Bedeutung für die Durchführung des Schlafes. Von Sekretionsorganen wissen wir, daß manche davon im Schlafe in ihrer Tätigkeit wesentlich beeinflußt sind, ja eines der frühesten Symptome der „Schlafbereitschaft“ ist das Versiegen von solchen, und zwar der Tränendrüsen. Es zeigt sich durch das Gefühl der Austrocknung der Konjunktiven an — Jucken, Brennen. Auch die Speicheldrüsen, die Drüsen der Nasen-, Mund- und Rachenschleimhaut schränken ihre Sekretabgabe wesentlich ein. Die Drüsen des Verdauungskanales können ihre Funktionen in Anpassung an vorhandenen Chymus, geleitet von chemischen Reizen, weiterführen. Ein besonderes Verhalten zeigen

[1]) Vgl. u. a. *K. Brodmann:* J. f. Psychol. u. Neurol. 1. Heft 1 und 2 (1902).

die Schweißdrüsen. Sie zeigen im Schlafzustand eine gesteigerte Tätigkeit[1]).

Alle erwähnten Befunde bedürfen zu ihrer Feststellung besonderer Methoden. Wir haben sie deshalb vorweggenommen, weil einzelne der mitgeteilten Erscheinungen zum Ausgangspunkt von „Schlaftheorien" genommen worden sind. Ein Blick auf die vorstehenden Darlegungen zeigt, daß die im Schlafzustand feststellbaren Änderungen der Atmung, des Kreislaufes, der Sekretion, des Stoffwechsels u. s. w. in engem Zusammenhang zueinander stehen. An irgendeiner Stelle muß das Geschehen im Organismus beim Übergang vom Wach- in den Schlafzustand und umgekehrt so verändert werden, daß dann zwangsläufig eine ganze Reihe von Funktionen bzw. alle in Mitleidenschaft gezogen werden. Es ist im höchsten Grade unwahrscheinlich, daß periphere Ursachen es sind, die Schlaf- und Wachzustand voneinander abgrenzen, vielmehr sprechen die ganzen Erscheinungen, die wir bis jetzt kennengelernt haben, für ein zentrales Geschehen. Wir kommen zu der gleichen Schlußfolgerung, wenn wir zur Betrachtung derjenigen Befunde übergehen, die den Schlafzustand ohne Zuhilfenahme besonderer Untersuchungsmethoden kenntlich machen, wir meinen die Aufgabe der Beziehungen zur Außenwelt unter Verlust des Bewußtseins. Es werden in gewissem Sinne die Außenstationen des Nervensystems eingezogen. Der Lichteinfall wird durch Schluß der Augenlider ausgeschaltet. Von den übrigen Sinnesorganen dringen keine Erregungen erfolgreich bis zu den zugehörigen Empfindungszentren vor, es sei denn, daß die sonst wirksame Reizschwelle je nach der Tiefe des Schlafes mehr oder weniger stark überschritten wird. Es sind die ganzen Sinnessysteme mehr oder weniger ausgiebig gesperrt, jedoch nicht ganz verschlossen. Es können Erregungen, sobald sie stark genug sind, die Sperre durchbrechen und Erfolge erzielen. So kann es z. B. zu reflektorisch bedingten Bewegungen kommen. Die Reflexerregbarkeit als solche ist herabgesetzt[2]). Ganz aufgehoben sind die Reflexe in der Regel nicht. Es kann z. B., ohne daß Erwachen eintritt, Husten ausgelöst werden. Auf Berührung finden Abwehrbewegungen statt u. s. w. Es sind auch Gefäßreflexe auslösbar[3]). Interessant ist die Beobachtung, daß auch im Schlafzustand eine Summationswirkung wiederholter Reize feststellbar ist. Während die unbedingten Speicheldrüsenreflexe erst im tiefen Schlafzustand verschwinden, nachdem sie im Beginn des Einschlafens vorübergehend unterbrochen waren, erlöschen die bedingten sofort mit dem Schlafbeginn[4]). Es ist von größter Bedeutung, daß die Verschiebung der Reizschwelle nicht in Beziehung zur Ermüdung als solcher steht, vielmehr bleiben die Reflexe auch dann, wenn der Wachzustand absichtlich über die Norm verlängert wird, innerhalb der gewöhnlichen Schwellenreize

[1]) Vgl. hierzu u. a. *A. Czerny:* Jahrb. f. Kinderheilk. **33**. 1 (1992); **41**. 337 (1896). — [2]) *Rosenbach:* Z. f. klin. Medizin. 358 (1880). — Vgl. ferner *E. Trömner:* Das Problem des Schlafes. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1912. — *M. Verworn:* Handwörterbuch der Naturwissensch. **8**. 906. G. Fischer, Jena 1913. — *Mc. William:* Brit. med. j., Dezember 1923. — [3]) Vgl. hierzu z. B. *A. Peiper:* Jahrb. f. Kinderheilk. **57**. 191 (1924). — [4]) Vgl. hierzu *J. P. Pawlow* in den Ergebnissen der Physiologie (herausgegeben von *Asher-Spiro*). **3** (1). 177 (1904). — Vgl. auch *J. P. Pawlow* u. *Woskressensky:* C. r. de la soc. de biol. **79**. 1079 (1916).

auslösbar. Ferner ist sehr wichtig, daß die Reflexerregbarkeit beim Aufwachen sofort wieder diejenige des Wachzustandes ist. Besonders überzeugend sind in dieser Hinsicht Versuche, bei denen angestrebt wurde, möglichst lange wach zu bleiben[1]). Die Versuchsperson wachte ununterbrochen 60—114 Stunden. Es kam nun vor, daß sie, während man die Auslösbarkeit des „Patellarreflexes" prüfte, vom Schlaf übermannt wurde. Nun war der Reiz, der eben noch ausreichte, um jenen auszulösen, unwirksam geworden. Wurde die Versuchsperson geweckt, dann erwies er sich wieder als erfolgreich. In diesem Zusammenhange sei mitgeteilt, daß die oben erwähnten Veränderungen in der Blut- und Harnzusammensetzung auch bei langem Schlafentzug nicht in Erscheinung treten[2]), jedoch z. B. auch beim Mittagsschlaf feststellbar sind[3]). Auch dieser Befund spricht dagegen, daß der Schlafzustand durch mit zunehmender Ermüdung sich einstellende Veränderungen in der Blutzusammensetzung u. s. w. bedingt sein kann. Er stellt vielmehr einen Vorgang besonderer Art dar und hat jene Abänderungen des Geschehens im Organismus nicht zur Voraussetzung, vielmehr sind sie durch ihn bedingt. Er bedeutet nicht einfach einen Ausfall bestimmter Funktionen, vielmehr spricht alles dafür, daß ihn etwas „Aktives" herbeiführt.

Sehr eigenartig ist das Verhalten der Bulbi oculi beim Übergang in den Schlafzustand und während desselben. Wir haben bereits erfahren[4]), daß sie sich beim Einschlafen nach oben und außen bewegen. Es ist die Frage aufgetaucht, ob die Einnahme dieser Augenstellung einer Erschlaffung der Augenmuskeln zuzuschreiben ist. Es ist dies nicht der Fall. Der Orbicularis oculi wird kontrahiert, und gleichzeitig kommt es zu einer Innervation der äußeren Augenmuskeln. Hierdurch wird die Schlafstellung der Bulbi bedingt. Wir haben seinerzeit darauf hingewiesen, daß Fazialis- und Okulomotoriuskern miteinander in Beziehung stehen. Diese wirkt sich offenbar bei der Einstellung der Bulbi im Schlafzustande aus. Die Schlafstellung der Bulbi bewirkt einen Schutz der für das Sehen so wichtigen Kornea. Es kommt das besonders deutlich bei Individuen zum Ausdruck, bei denen im Schlafe der Augenverschluß ein unvollkommener ist.

Überraschend ist zunächst der Befund, daß die Pupillen im Schlafe ganz eng sind[5]), [6]). Man würde a priori erwarten, daß sie im Anschluß an die durch den Lidschluß eintretende Verdunkelung die größte mögliche Weite annehmen würden. Vielleicht hängt die Pupillenverengerung mit der Innervation des Orbicularis oculi

---

[1]) *Mary A. M. Lee* u. *N. Kleitman:* Americ. j. of physiol. **67**. 141 (1923). — [2]) Vgl. *N. Kleitman:* Americ. j. of physiol. **66**. 67 (1923) — *Ch. Kroetz:* Z. f. d. ges. exper. Medizin. **52**. 770 (1926). — [3]) Vgl. über das Verhalten von Temperatur, Puls, Blutdruck und Atmung während 80stündigen Wachens *F. Herz: Pflügers* Archiv. **200**. 429 (1923). — Über den Einfluß der Schlafentziehung auf Tiere berichten: *M. de Manaceïne:* Arch. ital. de biol. **21**. 322 (1894). — *H. Piéron:* Le problème physiologique du sommeil. Paris 1912. — *W. Weygandt:* Sitzungsber. d. physikal.-med. Ges. zu Würzburg. 109 (1904). — *G. W. Crile:* Arch. of surg. **2**. 196 (1921), fand bei Tieren, die lange wach gehalten wurden, Veränderungen an den *Purkinje*schen Zellen. — [4]) Physiologie III, 60, 262. — [5]) Vgl. hierzu Physiologie III, 102. — [6]) Vgl. hierzu auch *Brown-Séquard:* Arch. de physiol. **21**. 739 (1889). — *Pietrusky:* Monatsbl. f. Augenheilkde. **68**. 355 (1922).

zusammen[1]). Die Erregung dehnt sich möglicherweise vom Fazialiskern auf das Okulomotoriusgebiet aus. Zuvor muß jedoch eine Änderung in der „Tagesbeziehung" zwischen dem Zwischenhirnzentrum des Sympathikus — zentrales Dilatatorenzentrum — und dem Okulomotoriuszentrum — Sphinkterenzentrum — vor sich gehen. Das erstere büßt offenbar an Erregbarkeit ein. Es erhält so das Sphinkterenzentrum das Übergewicht. Beim Aufwachen tritt sofort eine sehr starke Pupillenerweiterung auf, und zwar auch dann, wenn Licht in das Auge fällt. Erst im Anschluß an sie stellt sich der Pupillenreflex in den Dienst der Regelung des Lichteinfalles.

Mit dem Eintritt des Schlafes sinkt die Erregbarkeit in weiten Gebieten des gesamten Nervensystems. Wir haben bereits erfahren, daß das Atemzentrum weniger erregbar wird. Das gleiche gilt von den anderen automatischen Zentren der Medulla oblongata. Unzweifelhaft büßen auch die zugehörigen übergeordneten Zentren des Zwischenhirns an Erregbarkeit ein, und dasselbe wird von den im Rückenmark befindlichen vasomotorischen und sonstigen Zentren der Fall sein. Harn- und Stuhldrang kommen erst dann zum Durchbruch, wenn sie einen hohen Grad erreicht haben. Sie können Ursache des Aufwachens werden. Für das Zustandekommen des Schlafzustandes spielt ohne Zweifel eine weitgehende Ausschaltung der Wirkung von Sinnesreizen eine bedeutsame Rolle. Einmal schützt uns die Herabsetzung der Erregbarkeit der in Frage kommenden Zentren vor ihrem Einfluß. Dazu kommt dann noch, daß wir für ihre Fernhaltung Sorge tragen. Wir schlafen in der Regel im verdunkelten Raum. Wir decken uns zu, wodurch auch mancherlei Beeinflussungen der Hautsinnesorgane vermieden werden — Berührungen, Abkühlung u. s. w. Wir schließen auch akustische Einwirkungen möglichst aus. Es ist jedoch bekannt, daß trotz Vorhandensein sehr ungünstiger Bedingungen Schlaf möglich ist. Es spielt dabei die Gewohnheit eine große Rolle. Der Müller schläft inmitten des geräuschvollen Betriebes der Mühle. Er wacht auf, wenn sie stille steht, ja, es genügt ein vom gewohnten abweichender Gang derselben, um ihn zu wecken. Es ist sehr interessant, daß der Schlafzustand nicht schlechthin ein bestimmtes, sich immer gleichbleibendes Geschehen darstellt. Es gibt „Teilschlaf- und Teilwachzustände". Wir bemerken, daß eine Mutter ein Gewitter, das alle Familienglieder aus dem Schlafe geweckt hat, „verschläft", während ein geringes von ihrem Kinde verursachtes Geräusch sie aufwachen läßt. Soldaten berichten, daß sie im Felde erschöpft am Telephonapparat einschliefen. Kanonendonner weckte sie nicht auf, wohl aber das Eintreffen telephonischer Signale bzw. ein Anruf.

Wir bemerken ferner, daß während des Schlafzustandes ganz erhebliche motorische Leistungen durchgeführt werden können. Manche Personen schlafen an und für sich sehr unruhig. Sie legen sich, ohne aufzuwachen, auf die andere Seite u. s. w. Ja, es kommt vor, daß schlafende Personen sich erheben, umhergehen,

[1]) Vgl. andere Erklärungsversuche bei *Braunstein:* Zur Lehre der Innervation der Pupillenbewegung. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1894. — *H. Wieland* u. *R. Schoen:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **100**. 190 (1923).

dabei Hindernissen mit geschlossenen Augen geschickt ausweichen und dabei nicht erwachen und auch keine Erinnerung an die ausgeführten Handlungen aufweisen. Man hat von Nachtwandlern gesprochen. Von großem Interesse sind auch die Träume[1]). Sie verraten uns, daß das Bewußtsein im Schlafzustand nicht vollständig ausgeschaltet zu sein braucht. Es ist es wohl im tiefen, traumlosen Zustand. Die Betrachtung des Inhaltes von Träumen ist in vieler Hinsicht außerordentlich interessant. Wir erkennen vielfach ein Weiterspinnen des im vorausgegangenen Wachzustand Erlebten bzw. eine Weiterbeschäftigung mit dem Gegenstand, der vor dem Einschlafen unser Interesse fesselte. Es finden Assoziationen aller Art statt. Es fehlt jedoch alles Geregelte und Logische. Vielfach knüpft der Inhalt der Träume auch an früher Geträumtes an.

Wir kommen nun zu der so außerordentlich wichtigen Frage nach dem Wesen des Schlafzustandes. Wodurch wird er bedingt? Der Antworten sind gar viele! Das bedeutet, daß es noch nicht geglückt ist, eine für alle dem Schlafzustand eigenen Erscheinungen ausreichende Erklärung aufzufinden[2]). Viele Erklärungsversuche entbehren der Begründung. Wir wollen im folgenden, mehr, um zum Nachdenken anzuregen, als um zu einer bestimmten Annahme Stellung zu nehmen, einige Gesichtspunkte hervorheben, die zur Zeit führend in der Ausbildung einer bestimmten Vorstellung über die Ursache des Eintrittes des Schlafzustandes sind. Zuächst sei hervorgehoben, daß die Idee, als bedeute der Schlafzustand Ausruhen des Großhirns, unzutreffend ist. An ihm sind alle Anteile des Organismus in allerdings verschiedenem Ausmaße beteiligt. Das sympathische und parasympathische Nervensystem und insbesondere das letztere gibt während des Schlafes seine Tätigkeit nicht ganz auf. Schon der Umstand, daß auch großhirnlose Tiere und auch der großhirnlose Mensch (vgl. hierzu Seite 602 ff.) Schlaf aufweisen, beweist, daß er nicht vom Großhirn aus in die Wege geleitet zu werden braucht. Weiterhin hat man zum Ausdruck gebracht, daß die Fernhaltung von Sinnesreizen an und für sich genüge, um den Schlafzustand hervorzurufen. Es hat sich jedoch, wie wir schon Seite 610 berichtet haben, herausgestellt, daß selbst Blinde, die zugleich taub waren, keine Besonderheiten im Eintreten des Schlaf- bzw. Wachzustandes aufweisen. Auch bei ihnen wechseln beide in der gleichen Weise, wie beim Normal-

---

[1]) Vgl. hierzu *Binz:* Über den Traum. Bonn 1878. — *Weygandt:* Philosoph. Studien. **20.** 456 (1902). — *Hacker:* Arch. d. ges. Psychol. **21.** 1 (1911). — *Köhler:* Ebenda. **23.** 415 (1912); **27.** 235 (1913). — *Kraepelin:* Psycholog. Arbeiten. **5** 1 (1906). — *H. Henning:* Der Traum ein assoziativer Kurzschluß. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1914. — *E. Rignano:* Riv. di psicol. **16.** 31 (1920). — *Heymann* u. *Brugmans:* Z. f. angewandte Psychol. **18.** 201 (1921). — *Ulrich Ebbecke:* Die kortikalen Erregungen. Joh. Ambrosius Barth, Leipzig 1919; Handbuch der normalen u. pathologischen Physiologie (herausgegeben von *A. Bethe, G. v. Bergmann, G. Embden* u. *A. Ellinger*). **17.** 574. J. Springer, Berlin 1926. — *A. Hoche:* Ebenda. **17.** 622 (1926). Hier finden sich Literaturhinweise. — [2]) Eine Erörterung von Schlaftheorien findet sich bei *Ernst Trömner:* Das Problem des Schlafs. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1912. — *H. Pieron:* Du sommeil. Paris 1913. — *W. R. Hess:* Über die Wechselbeziehungen zwischen psychischen u. vegetativen Funktionen. Orell Füssli, Zürich, Leipzig, Berlin 1925.

sinnigen, ab. Es müssen somit andere Momente sein, die den Schlafzustand herbeiführen.

Wir müssen von der Tatsache ausgehen, daß der Schlafzustand unter mannigfachen Bedingungen eintreten kann. Es kann eine Ermüdung vorliegen, die Schlaf zur Folge hat. Vergeblich wird mit aller noch möglichen Willenskraft gegen ihn angekämpft. Es erfolgt Einnicken. Die Nackenmuskulatur erschlafft und der Kopf fällt vornüber. Die dadurch bedingte Reizauslösung genügt zunächst noch, um die eingenickte Person zum Aufwachen zu bringen. Sie richtet sich wieder auf. Nach kurzer Zeit sinkt der Kopf wieder vornüber. Man bemerkt noch einen schwachen Versuch, die Kopflage zu korrigieren. Bald unterbleibt jede Reaktion. Die Ursache des unabweisbaren Schlafbedürfnisses kann eine körperliche Ermüdung sein. Es ist möglich, daß in diesem Falle bestimmte Stoffwechselprodukte bestimmend für den Eintritt des Schlafzustandes sind. Wir müssen uns immer wieder des Umstandes erinnern, daß der Organismus trotz vieler Teilorgane eine Einheit darstellt, und ein bis zur Erschöpfung betriebener Abbau von Zellinhaltsstoffen schließlich gebieterisch eine Bremsung erfordert. Im Schlafzustand kommt es zur Wiederherstellung von funktionsbereiten Zellen. Es kann das Schlafbedürfnis aber auch dadurch übermächtig werden, daß ein Reiz gleichmäßig fortwirkt. Ein monotoner Vortrag, zu dem wir keine innere Beziehung finden, langweilt uns. Haben wir nicht die Gabe, unseren Gedankenflug eigene Wege zu senden, dann meldet sich mehr und mehr der Schlaf.

Bleiben wir einen Augenblick bei der Beobachtung stehen, daß ein ständig sich in gleicher oder doch ähnlicher Weise wiederholender Reiz zum Einschlafen führen kann. Es sei in dieser Richtung auch an die einschläfernde Wirkung sich immer wieder einstellender Geräusche — Eisenbahnfahrt u. s. w. — erinnert. Es liegen nun außerordentlich interessante Beobachtungen von seiten *Pawlows* vor[1]), die er bei den auf Seite 494 ff. mitgeteilten Bemühungen, bedingte Reflexe hevorzurufen, gemacht hat. Es zeigte sich dabei, daß Schläfrigkeit sich geltend machte, wenn, nachdem ein bedingter Reflex ausgebildet war, dieser für sich allein wirkte, bevor der unbedingte Reflex durch Verabreichung von Futter oder Eingießen einer Säure hinzugefügt war, und der Versuch wiederholt wurde. Die Erfahrung ergab, daß es bestimmte Reize sind, die besonders leicht den Schlafzustand hervorrufen. Es sind dies Temperaturreize und mechanische Hautreize. Von großer Bedeutung ist ferner die Zeit, die vergeht, bis dem bedingten Reflex der unbedingte folgt. Erhält z. B. ein Hund stets 10 Sekunden nach Beginn des bedingten Reflexes Nahrung, dann beobachten wir eine lebhafte Speichelsekretion. Das Tier ist dabei lebhaft. Nun wird die Versuchsanordnung etwas abgeändert. Man läßt den unbedingten Reflex dem bedingten nicht 10 sondern 30 Sekunden nachfolgen. Es beginnt dann der Hund bald schläfrig zu werden. Die bedingten Reaktionen hören auf. Nicht jeder Hund zeigt übrigens

[1]) *J. Pawlow:* Skand. Arch. f. Physiol. **44**. 42 (1923); Die höchste Nerventätigkeit (das Verhalten) von Tieren. 216, 237, 282. J. F. Bergmann, München 1926.

ein gleiches Verhalten. Es sind insbesondere die lebhaften Tiere, die bei der besprochenen oder einer ähnlichen Versuchsanordnung einschlafen. Von besonderem Interesse sind Beobachtungen folgender Art[1]). Es wird ein Hund, bei dem ein bedingter Reflex gebildet ist, in gewohnter Weise zum Versuche vorbereitet. Er wird im Gestell festgebunden, es werden Trichter zum Auffangen des Speichels angebracht u. s. w. Jetzt läßt man unmittelbar nach Beendigung der Versuchsanordnung die gewohnten Reize einwirken. Man bemerkt, daß sich Speichelfluß einstellt. Sobald dem Tier Futter vorgesetzt wird, frißt es. Der sekretorische und der motorische Reflex sind in Ordnung. Ein anderes Mal wird nach Beendigung der Vorbereitungen zwei Minuten gewartet. Erst dann wird der bedingte Reflex angewandt. Es zeigt sich eine erste Phase des Schlafzustandes. Der sekretorische Reflex verschwindet. Wird dem Tier Futter vorgehalten, so wird dieses sofort ergriffen. Der motorische Reflex kommt somit zur Durchführung. Wartet man zehn Minuten, ehe der eigentliche Versuch beginnt, dann vertieft sich der Schlafzustand. Merkwürdigerweise fließt Speichel, es wird jedoch kein Futter aufgenommen. Wartet man noch länger mit der Anbringung des bedingten Reflexes ($^1/_2$—1 Stunde), dann bleiben beide Reflexe — der sekretorische und der motorische — aus. Es tritt tiefer Schlaf ein. Wird das Tier aus diesem erweckt, dann tritt zuerst der sekretorische Reflex in Erscheinung, dann verschwindet er, und es wird der motorische Reflex auslösbar. Es hat somit der sich entwickelnde Schlafzustand einen ganz bestimmten Einfluß auf jene beiden Reflexe, und das gleiche ist beim Übergang zum Wachzustand der Fall. Man kann aus dieser Erscheinung vielleicht ableiten, daß der Schlafzustand ein Gebiet des Zentralnervensystems nach dem anderen ergreift.

Pawlow schließt aus seinen umfangreichen Versuchen und Beobachtungen, daß jeder mehr oder weniger lange andauernde Reiz, der eine bestimmte Stelle der Großhirnrinde in Erregung versetzt, immer dann, wenn er nicht zugleich von Erregungen anderer Stellen begleitet ist, oder von solchen abgelöst wird, zum Schlaf führt. Im erwähnten Beispiel ist es der bedingte Reiz, der für sich isoliert, zur Wirkung gelangt und damit durch andauernde Erregung ein und desselben Gebietes der Großhirnrinde den Schlafzustand hervorruft. Im übertragenen Sinne heißt das, daß jeder einförmige und andauernde Reiz diesen vorbereitet. Es folgt dem Erregungszustand, der durch den betreffenden Reiz an einer Stelle des Zentralnervensystems — im vorliegenden Falle in der Großhirnrinde — hervorgerufen worden ist, ein Zustand der Erschöpfung. Von größtem Interesse ist nun, daß sich im Anschluß daran ein Zustand ausbildet, der schließlich die Erregbarkeit weiter Gebiete des gesamten Nervensystems herabsetzt und im gesamten Organismus jene Umstellung der Funktionen bewirkt, die wir oben als für den Schlafzustand charakteristisch kennengelernt haben. *Pawlow* spricht von der Ausbildung einer inneren Hemmung.

Wir haben Seite 616 von der einschläfernden Wirkung monotoner Vorgänge gesprochen. Es decken sich die erwähnten, an Menschen

---

[1]) *J. P. Pawlow:* Die höchste Nerventätigkeit u. s. w. l. c. S. 237 ff.

gemachten Beobachtungen durchaus mit den an Tieren erhobenen. Insbesondere sind es Feststellungen der folgenden Art, die unmittelbar an das Einnicken beim Anhören eines eintönigen, uns in keiner Weise fesselnden Vortrages erinnern, wobei noch besonders begünstigend etwaige mangelhafte Beleuchtung und die Unmöglichkeit, die angenommene Körperlage (Sitzstellung) zu wechseln, wirken. Es wird ein Hund in einem Versuchsgestell festgebunden. Die Beobachtung seines Verhaltens erfolgt von einem Nebenzimmer aus. Wir haben die Wirkung einer einförmigen Umgebung und die Unmöglichkeit der Ausführung von Bewegungen vor uns. Jetzt wird ein akustischer Reiz ausgeübt. Der Hund reagiert mit Aufblicken und Aufhorchen. Wird der gleiche akustische Reiz immer wieder zur Wirkung gebracht, dann werden die genannten Reaktionen immer geringer. Schließlich schläft der Hund ein. Wird der gleiche Versuch an einem großhirnlosen Hund vorgenommen, dann treten fortgesetzt gleiche Reaktionen — Bewegungen des Kopfes — auf den akustischen Reiz ein, d. h., es bleibt das Einschlafen aus. Man kann beim normalen Hunde bei der Wiederholung der Einschläferungsversuche es so weit bringen, daß der Schlaf schon in Gang kommt, wenn der betreffende Reiz nur wenige Male wiederholt wird, ja schließlich folgt das Einschlafen dem Reiz mehr oder weniger sofort. Von größtem Interesse ist es, daß ab und zu das Einschlafen nicht mit erschlaffter Muskulatur erfolgt, vielmehr tritt ein Stehenbleiben mit steifen Gliedern ein. Es entwickelt sich eine Art von kataleptischer Starre. Wahrscheinlich ergreift die „Hemmung" in diesem Falle wohl das Großhirngebiet, jedoch nicht das Mittelhirn (vgl. hierzu S. 98 ff.).

Die Annahme, daß Hemmungsvorgänge es sind, die zum Schlafzustand führen, mag uns nicht voll zu befriedigen. Wir möchten vor allem ihr Wesen genauer kennenlernen. Wir haben seinerzeit in großer Zahl Auslöschungen von Erregungen beim Zusammentreffen von solchen in gemeinsamen Strecken kennengelernt und sind fortwährend auf die Bedeutung des absoluten und refraktären Zustandes gestoßen. Wir können uns ganz gut vorstellen, daß bei Wiederholung eines isolierten, sich gleichbleibenden Reizes schließlich ein Zustand in den in Frage kommenden Gebieten des Zentralnervensystems hervorgerufen wird, in dem eine eintreffende Erregung sich nicht mehr auswirken kann. Jedoch wissen wir, daß sich derartige Hemmungsvorgänge — vielleicht besser ausgedrückt, Erregungsauslöschungsvorgänge — ununterbrochen ereignen. Jedoch laufen in der Regel andere Erregungsvorgänge nebenher, ja sie sind vielfach der Anlaß, daß andere Erregungen zu keinem Erfolge kommen. Nun haben wir erfahren, daß der gleiche akustische Reiz, der in einförmiger Fortsetzung auf einen großhirnlosen Hund einwirkt, nicht zum Schlafzustand zu führen vermag. Hier haben wir also keine Ausbildung innerer Hemmungen, und doch vermag ein solches Tier zu schlafen. Vielleicht spielen bei einem solchen Tiere andere Erregungen, die von propriozeptiven Reizen jener Muskelgebiete herstammen, die beim Stehen in Anspruch genommen sind, eine größere Rolle als beim über ein Großhirn verfügenden Tier. Bei diesem erreichen jene die Großhirnrinde wohl gar nicht. Beim Hund ohne Großhirn laufen jene Vorgänge, die der akustischen Einwirkung

ihre Entstehung verdanken, in unmittelbarer Nähe von solchen Erregungsvorgängen ab, die von Haut- und Muskelsinnesorganen übertragen sind. Es könnte sein, daß diesem Umstand das Ausbleiben des Schlafzustandes zuzuschreiben ist. Vermögen wir uns auch ein Bild von Zustandsänderungen mehr oder weniger begrenzter Natur zu machen, wenn fortlaufend der gleiche Erregungszustand vermittelt wird, so fehlt uns zur Zeit noch eine klare Vorstellung des Umstandes, daß die eingetretene „Hemmung" sich, wie es im Schlafzustand der Fall ist, über weite Gebiete des Nervensystems erstreckt.

Der Umstand, daß der Schlaf rasch eintreten kann und die ihn auszeichnenden Erscheinungen physischer und psychischer Natur sich sehr schnell und zusammen entwickeln, macht es wahrscheinlich, daß seiner Entstehung ein ganz bestimmter Mechanismus zugrunde liegt. Es ist naheliegend, an eine zentrale Steuerung zu denken, von der aus Wach- und Schlafzustand geleitet sind. Die Vorstellungen, die sich im Laufe der Zeit über das Wesen der den Schlafzustand herbeiführenden Vorgänge herausgebildet haben, erhielten in neuerer Zeit dadurch eine bestimmte Richtung, daß zahlreiche Menschen von einer Encephalitis lethargica epidemica genannten Krankheit ergriffen wurden, bei der unter anderen Symptomen vielfach ein stark vermehrtes Schlafbedürfnis auffiel. Gleichzeitig zeigten sich Augenmuskelstörungen und zwar insbesondere Ptosis[1]). Dieser Befund ist deshalb bemerkenswert, weil er eine Lokalisation jener Störung ermöglicht hat, die zu dem Symptomenkomplex Schlafsucht und ophthalmoplegische Erscheinungen führt. Personen, welche die genannten Erscheinungen aufweisen, nicken, sich selbst überlassen, in jeder Körperstellung — beim Sitzen, Stehen u. s. w. — ein. Die Dauer des Schlafzustandes kann Wochen und Monate umfassen. Von der größten Bedeutung ist der Umstand, daß die Erweckbarkeit erhalten bleibt. Damit ist die Beziehung zum gewöhnlichen Schlafzustand gegeben, denn auch er stellt einen umkehrbaren Zustand dar. Bei den erwähnten Fällen von Encephalitis lethargica wurden nun Veränderungen in der Gegend des Höhlengraus des dritten Ventrikels in unmittelbarer Nachbarschaft der Okulomotoriuskerne aufgefunden. Es sind Störungen im Gebiet des Überganges vom Mittelhirn zum Zwischenhirn — die hintere Wand des dritten Ventrikels, die Infundibulargegend —, die für die erwähnten Symptome in Betracht kommen dürften. Kurz gestreift sei noch eine andere Störung im Gebiete des Wach- bzw. Schlafzustandes. Es ist dies die Narkolepsie genannte Erscheinung[2]). Sie äußert sich in zwei verschiedenen Formen, und zwar bei ein und demselben Individuum. Einmal stellt sich ganz plötzlich unwiderstehliche Schlafsucht ein. Mitten im Gehen oder während einer sonstigen Tätigkeit (Radfahren u. s. w.) erfolgt Einschlafen. Die andere

[1]) Vgl. hierzu *C. v. Economo:* Über den Schlaf. J. Springer, Wien 1925. — [2]) Vgl. *C. Westphal:* Arch. f. Psych. u. Nervenkr. **7**. 631 (1877). — *Fischer:* Arch. f. Psychiatr. u. Nervenkr. **8**. 20 (1878). — *Gelineau:* Gaz. des hopit. **53**. 626 (1880). — *Henneberg:* Neurol. Zbl. **35**. 282 (1916). — *Jolly:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **55**. 236 (1916). — *E. Redlich:* Monatsh. f. Psychiatr. u. Neurol. **37**. 85 (1915); Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **95**. 256 (1925). — *Goldflam:* Deutsche Z. f. Nervenheilkde. **77**. 20 (1924). — *W. J. Adie:* Brain. **49**. 257 (1926).

Form entwickelt sich im Anschluß an eine Aufregung. Es werden die Muskeln schlaff und kraftlos. Die von diesem Zustand befallene Person sinkt zu Boden, oder es fällt der eben erhobene Arm herab. Das Bewußtsein bleibt bei den motorischen Störungen erhalten. Gewöhnlich schließt sich an einen solchen Anfall Schlaf an. Es fesselt unser Interesse besonders, daß mitten aus einer lebhaften Tätigkeit heraus ganz plötzlich der Schlafzustand eintreten kann. Diese Form des anfallsweisen Auftretens des Schlafes erweckt durchaus den Eindruck einer weitgehenden Hemmung. Der Umstand, daß ein und dieselben Personen, bei denen Schlafsucht auftritt, plötzlich die Macht über Skelettmuskeln verlieren und diese erschlaffen, gibt Anlaß zu der Vermutung, daß Störungen im Zentralnervensystem vorhanden sind, die das Gebiet der von uns in den Vorlesungen 2—4 geschilderten extrapyramidalen Systeme betreffen. Vor allem dürften Stellen in Frage kommen, die Beziehungen zum Nucleus ruber unterhalten. Für die genauere Lokalisation der vorhandenen Störung kommt weiterhin der Befund des anfallsweise auftretenden Schlafbedürfnisses in Frage.

Von den geschilderten Beobachtungen aus ist das gesamte Problem des Schlafes neu aufgerollt worden. Es ist die Idee aufgetaucht, daß an der oben erwähnten Stelle ein Schlafzentrum vorhanden sei, von dem aus jener Zustand periodisch herbeigeführt wird, den wir den Schlafzustand nennen[1]). Nun sind auch Krankheitszustände bekannt, bei denen der Wachzustand in ungewöhnlicher Weise ausgedehnt ist. So hat man beim Beginn der oben genannten Enzephalitis choreatische Unruhe beobachtet. Die weitestgehende Ausdeutung derartiger Fälle ist die, daß Veränderungen in den Funktionen des vorderen Teiles des genannten Gebietes den Wachzustand und solche seines hinteren Anteiles den Schlafzustand fördern[2]). Wir hätten von diesen Gesichtspunkten aus ein Zentrum zu unterscheiden, das das Wachsein begünstigt und den Schlaf hemmt, und ein weiteres, das umgekehrt den Wachzustand hemmt und den letzteren fördert. Obwohl die vorliegenden Befunde und Beobachtungen noch nicht ausreichen, um von einem eindeutigen Beweise eines Schlaf- bzw. Wachsteuerungszentrums, das einer bestimmten, ziemlich eng begrenzten Stelle des Zentralnervensystems angehört, zu sprechen, haben wir dieser Vorstellung dennoch etwas eingehender gedacht, weil sie neue Anregungen und bedeutungsvolle Ausblicke gebracht hat. Im Zusammenhang mit ihr gewinnt die S. 70 erwähnte Beobachtung besondere Bedeutung, wonach der normale Wechsel zwischen Wach- und Schlafzustand beim Hund nach Entfernung des Großhirnes und des Striatums mit Einschluß des Globus pallidus gestört ist[3]). Ferner ist bemerkenswert, daß nach Einführung von Ergotamin

---

[1]) Vgl. hierzu *Mauthner:* Wiener klin. Wochenschr. Nr. 11, 12 u. 23 (1890). Vgl. auch *Oppenheimer:* Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 68 (1902). — *Veronese:* Versuch einer Physiologie des Schlafes und Traumes. 1910. — Vgl. auch *Alfred Reinhart:* Ergebnisse der inneren Medizin und Kinderheilkde. **22**. 245 (1922). — *Felix Stern:* Epidemische Enzephalitis. J. Springer, Berlin 1922. — *Edmund Adler:* Mediz. Klinik. **20**. 1321 (1924). — *Erwin Hirsch:* Mediz. Klinik. **20**. 1322 (1924). — [2]) Vgl. hierzu auch *Franz Lucksch:* Zbl. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **93**. 83 (1924). — [3]) In diesem Zusammenhang sei der folgenden Beobachtungen von *E. A. Spiegel* u. *Ch. Inaba* (Klin. Wochenschr. **5**. 2408 [1926]) gedacht. Sie fanden, daß

in die Seitenventrikel bzw. in den dritten Ventrikel Erscheinungen zutage treten, die in weitem Ausmaße dem gewöhnlichen Schlafzustand eigen sind[1]). Nach Überwindung der Nachwirkungen des ganzen Eingriffes — verwendet wurden Katzen — suchen die Tiere eine dunkle Ecke auf, um sich hinzulegen und einzuschlafen. Mittels akustischer und taktiler Reize können die schlafenden Tiere geweckt werden. Die Tiere wachen auf, öffnen die Augen und blicken um sich, um dann alsbald wieder in gewöhnlicher Schlafstellung in Schlaf zu verfallen. Schüttelt man das schlafende Tier, oder wird es aufgenommen, dann wird es vollkommen wach. Eine Maus wird geschickt beschlichen und gefangen.

Von ganz besonderem Interesse ist ferner, daß bei Katzen Einspritzung von Chlorkalziumlösung in das Tuber cinereum und seine Umgebung — parainfundibulares Nervengewebsgebiet, das sich zwischen dem oralen suprachiasmatischen und dem kaudalen Teil des Infundibulums befindet — Schlaf zur Folge hat[2]). 0·00025 *g* $CaCl_2$ verursachen einen 36—40 Minuten umfassenden Schlafzustand. Führt man 0·002 *g* $CaCl_2$ in jene Gegend ein, dann erfolgt eine 3 Stunden dauernde Narkose. Der „Chlorkalzium-Schlaf" zeigt alle Erscheinungen des gewöhnlichen Schlafes. Die Augen werden geschlossen, die Nickhaut tritt in Erscheinung. Es erfolgt Miosis, Verlangsamung der Atmung und der Herztätigkeit. Die Skelettmuskulatur wird entspannt. Die schlafenden Tiere lassen sich wecken. Sie schlafen jedoch sofort wieder ein. Erwähnt sei noch, daß die Einführung von Chlorkaliumlösung in das Tuber-cinereum-Gebiet zu Stupor, Erweiterung der Pupillen, Beschleunigung der Herztätigkeit und der Atmung führt, d. h. es treten Erscheinungen auf, die denen entgegengesetzt sind, die von Chlorkalzium hervorgerufen werden. Ca-Ion vermag die Wirkung des K-Ions aufzuheben, jedoch gelingt es nicht mit dem letzteren den Einfluß des ersteren auszuschalten. Diese Feststellungen fesseln unser Interesse deshalb so sehr, weil wir einerseits die Wirkung eines bestimmten Ions — des Ca-Ions — vor uns haben, und andererseits die Beobachtungen sich mehren, wonach im Schlafzustand der Kalziumspiegel des Blutes fällt (vgl. S. 610). Es ist naheliegend, an einen Übergang von Ca-Ionen aus diesem in das Tuber-cinereum-Gebiet zu denken, jedoch liegen für eine solche Annahme zur Zeit keine Beweise vor. Gelänge der Nachweis, daß das Absinken des Ca-Ionen-Gehaltes des Blutes mit dem Beginn des Einschlafens bzw. kurz zuvor einsetzt, dann wäre für die erwähnte Vorstellung schon viel gewonnen.

Von größtem Interesse wäre es, zu erfahren, was für Vorgänge durch das Ca-Ion in dem erwähnten Nervengebiet ausgelöst werden. Wir wissen von seinem Einfluß auf Zellen mancherlei. Einmal ist bekannt, daß Ca-Ionen eine verdichtende Wirkung ausüben. Wir haben dieses Befundes wiederholt gedacht. Zuletzt sind wir ihm bei der S. 198 ff. erfolgten Besprechung des im Anelektrotonus auftretenden Zustandes

---

bei Kaninchen und Hunden nach Zerstörung des Höhlengraus im Gebiet des Mittelhirns keine Veränderung im Wach- und Schlafzustand eintrat, wohl aber setzte Schlafsucht nach Verletzung des Thalamus ein. Diese Versuche bedürfen dringend der Wiederholung. — [1]) *W. R. Hess:* Über die Wechselbeziehungen zwischen psychischen und vegetativen Funktionen. l. c. Zitat [2]), S. 615. — [2]) Vgl. hierzu *V. Demole:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **120**. 229 (1927).

begegnet. Wir erfuhren, daß ein Nerv, auf den $CaCl_2$-Lösung eingewirkt hat, seine Erregbarkeit einbüßt. Bei kathodischer Polarisation wird die Ca-Ionen-Blockade aufgehoben. Es ist wohl möglich, daß der Einfluß der Ca-Ionen auf Anteile des Tuber-cinereum-Gebietes auf einer gleichen Wirkung beruht. Es wäre von höchstem Interesse, wenn es gelänge, den durch Ca-Ionen-Zufuhr herbeigeführten Schlafzustand durch anodische Polarisation zu vertiefen und durch kathodische aufzuheben. Wir erinnern uns ferner, daß Ca-Ionen die Erregbarkeit von Muskeln herabsetzen. Es sei in dieser Hinsicht an die Beobachtungen nach erfolgter Entfernung der Epithelkörperchen erinnert[1]). Wir erfuhren, daß ein Fallen des Ca-Ionen-Spiegels im Blute eintritt. Endlich sei noch darauf hingewiesen, daß den Ca-Ionen Wirkungen zugeschrieben werden, die auch dem N. sympathicus eigen sind, und ferner K-Ionen solche ausüben, die dem N. parasympathicus zukommen[2]). Ziehen wir alle diese Befunde in Betracht, und gedenken wir weiterhin der oben erwähnten Tatsache, wonach Ergotamin, das das sympathische Gebiet — wenigstens ist das für das periphere erwiesen — lahmlegt, bei zentraler Einwirkung den Schlafzustand hervorruft, so erkennen wir, daß es nicht ohne weiteres möglich ist, die Einleitung und Durchführung des letzteren bei der Einwirkung von Ca-Ionen und von Ergotamin auf eine einheitliche Ursache zurückzuführen. Es bleibt die Frage offen, ob, und welcher Anteil des Zentralnervensystems bei der Ca-Ionen-Wirkung zur Ausschaltung kommt. Hier müssen weitere Forschungen einsetzen. Einstweilen können wir aus den erwähnten Versuchen den bedeutsamen Befund ableiten, daß es im Zentralnervensystem ein ziemlich eng umschriebenes Gebiet gibt — Tuber cinereum und Umgebung —, von dem aus sich durch Einführung von Ca-Ionen Schlaf auslösen läßt.

Von der Vorstellung ausgehend, daß dem sympathischen bzw. parasympathischen Nervensystem beim Zustandekommen des Schlafes eine besondere Bedeutung zukommt, ist die Frage aufgeworfen worden, wie Stoffe wirken, die erregend auf das erstere einwirken. Eine solche Verbindung ist das Kokain. Es bewirkt eine Steigerung psychischer und auch physischer Vorgänge. Beim Menschen erfolgt nach Kokainzufuhr Beschleunigung des Gedankenablaufs. Es herrscht Drang zu körperlicher Betätigung[3]). Gehen wir von der Vorstellung aus, daß bei vielen Funktionen Parasympathikus und Sympathikus in einer fein einregulierten Weise aufeinander abgestimmt sind, und bald diese, bald jene Innervation den gestellten Anforderungen entsprechend das Übergewicht erhält, um bald wieder durch eine entsprechende Einstellung des entgegengesetzt wirkenden Nervensystems einen Ausgleich zu erfahren, so bedeutet die Ergotaminwirkung eine Ausschaltung oder doch Herabsetzung des Einflusses des sympathischen Nervensystems und damit ein Überwiegen der Wirkung des Parasympathikus. Kokain dagegen erteilt dem Sympathikus die Führung.

[1]) Vgl. Physiologie I. Vorlesung 11. — [2]) Vgl. Physiologische Chemie II. S. 177. — [3]) Vgl. hierzu *B. v. Anrep: Pflügers* Archiv **21**. 38 (1880). — *U. Mosso:* Ebenda. **47**. 553 (1890). — Weitere Literatur vgl. *E. Joël* u. *F. Fränkel:* Der Kokainismus. J. Springer, Berlin 1924. — Vgl. auch *H. Zangger:* Vergiftungen. Thieme. Leipzig 1924.

Es hat nun *W. R. Hess*[1]), anschließend an jene Erscheinungen, die auf das Vorwiegen parasympathischer Innervation im Schlafzustand — z. B. Verengerung der Pupille — hinweisen und auf Grund der erwähnten Folgen der Einwirkung von Ergotamin und Kokain die Vorstellung entwickelt, daß der Schlaf auf einer Funktionsänderung des sympathischen bzw. parasympathischen Nervensystems beruhe. Er betrachtet den gesamten „animalen" Apparat des Organismus als Erfolgsorgan einer von jenen Nervensystemen ausgehenden Regulierung. Mit dieser Annahme treffen wir auf Gesichtspunkte[2]), die wir im Laufe unserer Darstellung der Funktionen des gesamten Nervensystems wiederholt entwickelt haben. Wir erkannten im gesamten Nervensystem eine Einheit. Vor allem betonten wir immer wieder die enge Zusammenarbeit von sympathischen und parasympathischen Gebieten mit solchen, die wir als zerebrale und spinale zu bezeichnen pflegen. Wir folgten den zuerst genannten Systemen von peripher gelegenen Zentren zu im Rückenmark vorhandenen und erkannten, daß diesen solche übergeordnet sind, die sich in der Medulla oblongata befinden. Wir erfuhren ferner, daß höher gelegene sympathische Zentren eine wichtige Rolle spielen und gelangten schließlich sogar in der Großhirnrinde zu Stellen, von denen aus Wirkungen auslösbar sind, die vom sympathischen bzw. parasympathischen Nervensystem beherrscht werden (vgl. S. 565). Es kann kaum noch einem Zweifel unterliegen, daß sich die Funktionen des Sympathikus und Parasympathikus nicht grundsätzlich von jenen trennen lassen, die von zerebralen und spinalen Zentren und Bahnen durchgeführt werden. Sicherlich greifen die ersteren Systemarten viel öfter als gemeinhin angenommen wird, in Funktionen der letzteren Systeme ein. Vor allem scheint dem sympathischen und wahrscheinlich auch dem parasympathischen Nervensystem die Funktion der Funktionsinbereitschaftsstellung von Nervenzellen zuzukommen, die Anteile von Organisationen zerebraler und spinaler Systeme darstellen. Andererseits kann nach der Ansicht von *Hess* die gleiche Beziehung auch zu einer Abriegelung von Anteilen der eben genannten Systeme und damit zu einer Hemmung führen. Man darf hierbei nicht eine einseitige Beziehung des sympathischen und parasympathischen Nervensystems zu den übrigen Systemen annehmen, vielmehr bestehen solche gegenseitig. Wir können den Schlaf — allerdings nicht in jedem Falle — willkürlich unterdrücken. Von Sinnesorganen aus kann ferner die Abriegelung durchbrochen werden. Es „schläft" nicht nur das sympathische Nervensystem, sondern auch das zerebrale und spinale, und es „wacht" andererseits während des Schlafzustandes nicht nur das parasympathische System! Es wirkt sich vielleicht ganz allgemein ein Zustand aus, den wir bei der Besprechung der Muskelinnervation unter der Bezeichnung reziproke Innervation kennengelernt haben, d. h. es sind im Schlaf- und Wachzustand jeweilen bestimmte Anteile des Nervensystems im erregten und zugleich funktionell zusammengehörige Gebiete im gehemmten Zustand. Es kommt auf die im Erfolgsorgan vorhandenen Bedingungen an, ob eine Erregung einen bestimmten Erfolg

[1]) *W. R. Hess:* Über die Wechselbeziehungen zwischen psychischen und vegetativen Funktionen. l. c. Zitat [2]), S. 615. — [2]) Vgl. hierzu auch *E. Küppers:* Z. f. d. ges. Neurol. u. Psych. **75**. 1 (1922).

hat oder nicht. Es ist auch an die Möglichkeit gedacht worden, daß Schlaf- und Wachzustand eine gewisse Analogie in der Erscheinung der Reflexumkehr (vgl. hierzu S. 478) finden könnten[1]).

Ein Rätsel für sich ist die Abwechslung von Wach- und Schlafzustand und umgekehrt. So schwierig es ist, für das Eintreten des Schlafzustandes einen einheitlichen Anstoß zu finden, so unaufgeklärt ist auch das Zustandekommen des Wachzustandes. Gewiß können „innere" Reize, wie z. B. Harn- und Stuhldrang zum Aufwachen führen. Ferner sind vielfach äußere Reize, wie z. B. akustische, der Anlaß zur Schlafunterbrechung, jedoch tritt der Rhythmus Wach- und Schlafzustand auch dann in Erscheinung, wenn jene Reize nicht wirksam werden. Man hat die Annahme gemacht, daß im Wachzustand Abbauvorgänge vorherrschen, und im Schlafe Aufbauvorgänge wieder einen Ausgangszustand für erneute Umsetzungen schaffen[2]). Derartige durch keine direkten Beobachtungen gestützte Vorstellungen vermögen unsere Kenntnisse über das Wesen des Wach- und Schlafzustandes nicht zu fördern. Wir wissen, daß unausgesetzt Abbau- und Aufbauvorgänge sich folgen, ja sie stellen vielfach gekoppelte Reaktionen dar, die untrennbar voneinander sind. Es widerstrebt uns anzunehmen, daß bestimmten Abbauvorgängen die zugehörigen Synthesen nicht unmittelbar folgen können, vielmehr dazu ein stundenlanger Schlaf — auffallend ist dabei auch noch das individuell so verschiedene Schlafbedürfnis (es ist auch nach dem Alter verschieden: Kinder bedürfen mehr Schlaf als Erwachsene, im höheren Alter sinkt das Schlafbedürfnis mehr und mehr ab), das nicht etwa mit besonderen geistigen und körperlichen Leistungen parallel geht — mit in weitem Ausmaß herabgesetzten Funktionen erforderlich ist. Eher könnte man an physikalisch-chemische Zustandsänderungen denken, die sich im Laufe der unausgesetzt erfolgenden Erregungsvorgänge ausbilden könnten, und die der Umstellung in die Ausgangsgleichgewichtslage bedürfen. Aber auch die Verfolgung dieser Vorstellung befriedigt uns nicht vollkommen. Der Schlafzustand ist offenbar als eine Selbstregulation im Sinne eines Schutzes aufzufassen. Er greift nicht erst ein, wenn Störungen unmittelbar drohen oder schon eingetreten sind. Stellt man sich vor, daß der Wachzustand von einem bestimmten Gebiete des Zentralnervensystems aus unterhalten wird, und daß die Außerfunktionssetzung des betreffenden „Zentrums" — es wäre in diesem Falle als ein Wachzentrum zu bezeichnen — den Schlafzustand herbeiführt, dann wäre der letztere in gewissem Sinne als die passive und der erstere als die aktive Phase eines bestimmten Geschehens im Organismus aufzufassen. Schlaf würde bedeuten, daß eine große Reihe von Beziehungen, die sich in der Bereitschaftstellung zahlreicher Systeme zum Empfang von Erregungen, zu ihrer Weiterleitung und zu zentraler Verarbeitung auswirken, unterbrochen sind. Wir deuten mit voller Absicht die bei der Erfassung des Wesens des Wach- und Schlafzustandes noch

[1]) Vgl. hierzu *U. Ebbecke* im Handbuch der normalen und pathol. Physiol. l. c. S. 586 ff. Zitat [1]), S. 615. — Vgl. auch *Gamper:* Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **104**. 68 (1926). — *Marburg:* Wiener klin. Wochenschr. Nr. 38 (1926). — *O. Pötzl:* Med. Klinik. **22**. 1877 (1926). — [2]) Vgl. hierzu *Max Verworn:* Z. f. allg. Physiol. **6**. Sammelreferate. 11 (1907).

vorhandenen Schwierigkeiten an[1]). Es liegt hier ein Forschungsgebiet von grundlegender Bedeutung für die Auffassung der Funktionen des gesamten Nervensystems vor. Mit Nachdruck möchten wir noch hervorheben, daß die übliche Bezeichnungsweise des Vorhandenseins von „Zentren" nicht zu bedeuten braucht, daß an irgendeinem Orte des Zentralnervensystems auf engem Raume eine Stelle vorhanden ist, die allein für bestimmte Funktionen maßgebend ist. Es kann eine solche uns dadurch als zentralste Stelle bei irgendwelchen Vorgängen erscheinen, weil sie Durchgangs- oder Umschaltungsstelle für von zahlreichen Seiten herkommende Erregungen ist, d. h. sie ist in vielen Fällen gewiß auch nur ein Glied in der Kette vieler Funktionseinheiten.

Über einen Punkt kann wohl kein Zweifel mehr vorliegen, nämlich über das unmittelbare Zusammenwirken aller einzelnen Teilorgane im Zentralnervensystem, und insbesondere fesselt unser Interesse die unmittelbare Zusammenarbeit von sympathischen und parasympathischen Anteilen des Nervensystems mit den übrigen Systemen — genannt zerebrale und spinale. Nicht nur das Triebleben offenbart uns in allen seinen Auswirkungen mancherlei unmittelbare Beziehungen und Auswirkungen in der erwähnten Richtung, und nicht nur die Entstehung der Gefühle mit ihren Folgeerscheinungen lassen die genannten Systeme unter Einschaltung der Inkretionsorgane als funktionelle Einheit erscheinen, sondern wir erkennen insbesondere auch aus den mit dem Schlafzustand verknüpften Erscheinungen, wie tief sogenannte vegetative Funktionen in sogenannte animale eingreifen. Das sympathische und parasympathische Nervensystem schaffen die Bedingungen, unter denen die spinalen und zerebralen Anteile des Nervensystems ihre Aufgaben erfüllen können.

Wir verfügen nun noch über eine ganze Reihe von Beobachtungen, die ohne Zweifel in engem Zusammenhang mit jenem Geschehen stehen, das mit dem Schlafzustand verknüpft ist. Wir meinen die so interessante Erscheinung der Hypnose. Wir können an Bekanntes anknüpfen. Es sei daran erinnert, daß die bloße Vorstellung der Ausführung einer Bewegung zu einer Änderung in der Blutverteilung führt (vgl. S. 567). Ferner zeigen sich in dem in Frage kommenden Muskelgebiet Erregungsströme (vgl. hierzu S. 260). Mit diesen Befunden haben wir auf Vorgänge aufmerksam gemacht, die in das Gebiet der sog. Autosuggestionen fallen. Es wird die Aufmerksamkeit auf einen bestimmten Bewegungsvorgang konzentriert. Die Folge davon sind bestimmte körperliche Erscheinungen, die ohne unser Zutun zustande kommen. Die Zahl von Beispielen, die in der gleichen Richtung liegen, ist unübersehbar groß. So genügt bei vielen Personen die bloße Vorstellung, daß z. B. die Hand kalt sei, um in dieser entsprechende vasomotorische Erscheinungen hervorzurufen. Wird einer Versuchsperson der Auftrag gegeben, die Augen zu schließen und so intensiv

[1]) Von größtem Interesse wäre eine Feststellung der Angriffspunkte der sog. Schlafmittel (Hypnotica). Wären sie bekannt, dann würde ohne Zweifel die Einleitung des Schlafzustandes bei verschiedenartigen Schlafstörungen eine ganz wesentliche Förderung erfahren.

als nur möglich, zu denken: ich falle nach hinten um, so hat sie zumeist die Empfindung, als würde sie nach rückwärts gezogen. Es erfolgt dann auch das Umfallen.

Der Autosuggestion wird die Fremd- oder Heterosuggestion gegenübergestellt. Gewöhnlich spricht man ganz allgemein von einer Suggestion, wenn die genannte Art von Beeinflussung in Frage kommt. Der Bereich dessen, was als Suggestion aufzufassen ist, ist sehr verschieden weit gespannt worden. Während manche Forscher zahlreiche Affektvorgänge, wie Begeisterung, Liebe u. s. w., ferner jede Nachahmung, endlich Belehrung, Befehle u. s. w. vom Standpunkt der Einwirkung von Suggestionen aus aufgefaßt wissen wollen und von diesem Gesichtspunkt aus jedes einzelne Individuum eingespannt in Einflüsse des Milieus, in dem es sich befindet, betrachten[1]), macht sich mehr und mehr das Bestreben geltend, den Begriff der Suggestion schärfer zu umgrenzen. *I. H. Schultz*[2]) definiert die Suggestion als das unmittelbare Einbringen oder Anregen psychischer Inhalte oder Vorgänge, bei denen keinerlei kritische, rationale oder affektiv verständliche Mitarbeit des Individuums nachweisbar ist. Bei der Fremdsuggestion wird bei der Versuchsperson eine bestimmte Vorstellung durch diejenige Person hervorgebracht, von der jene ausgeht. Es ist hier nicht der Ort, so reizvoll es auch wäre, auf das allgemein wichtige und vor allem für den Arzt so bedeutungsvolle Gebiet der Lehre der Suggestion näher einzugehen. Wenn wir es berühren, dann geschieht es einerseits, um auf weitere Phänomene aufmerksam zu machen, die uns Aufklärung über Funktionen des Zentralnervensystems zu geben berufen sind, und andererseits, um zu weiterem Eindringen in das ganze Gebiet anzuregen. Eine Fülle der mannigfaltigsten Beobachtungen hat sich in ihm zusammengefunden. Das Studium der Geschichte der Lehre von den Suggestionen und ihren Wirkungen führt uns mitten hinein in den tiefsten Mystizismus und im Laufe der Jahrhunderte heraus auf den Boden der kritischen Forschung. Wir erfahren, wie seinerzeit *Franz Anton Mesmer* durch sanftes Streichen Patienten in „magnetischen Schlaf" versenkte und *James Braid*[3]) den gleichen Erfolg dadurch erzielte, daß er jene einen glänzenden Gegenstand anstarren ließ, bis dann *Liébeault*[4]) nachwies,

---

[1]) Vgl. z. B. *Otto Stoll:* Suggestion und Hypnotismus in der Völkerpsychologie. 2. Aufl. Veit u. Cie., Leipzig 1904. — [2]) *I. H. Schultz:* Seelische Krankenbehandlung. 3. Aufl. Gustav Fischer, Jena 1922. — [3]) *James Braid:* Neurypnology on the rationale of nervous sleep, considered in relation with animal magnetisme. Churchhill, London 1843. — Vgl. hierzu auch *W. Preyer:* Deutsche Rundschau. 1. Februar und 1. März 1881. — [4]) *A. A. Liébeault:* Du sommeil et des états analogues, considérés surtout au point de vue de l'action du .moral zur le physique. Masson, Paris 1866; Le sommeil provoqué et les états analogues. Doin, Paris 1889. — Vgl. weiterhin: *H. Bernheim:* De la suggestion dans l'état hypnotique et dans l'état de veille. Paris 1884; Hypnotisme, suggestion, psychothérapie. Etudes nouvelles. Doin, Paris 1891. — *R. Heidenhain:* Der sog. tierische Magnetismus. Physiologische Beobachtungen. Breitkopf u. Härtel, Leipzig 1880. — *W. Wundt:* Hypnotismus, Suggestion. 2. Aufl. Engelmann, Leipzig 1911. — *L. Löwenfeld:* Hypnotismus. J. F. Bergmann, München-Wiesbaden 1922. — *I. H. Schultz:* Seelische Krankenbehandlung. 3. Aufl. G. Fischer, Jena 1922; vgl. auch im Handbuch der normalen und pathol. Physiologie (herausgeg. von *A. Bethe, G. v. Bergmann, G. Embden* u. *A. Ellinger*).

daß sich die Erwartung des Schlafes viel wirksamer durch das gesprochene Wort hervorrufen läßt. Von dem Augenblick an, in dem die große Bedeutung der Verbalsuggestion für die Ausbildung bestimmter Zustände erkannt war, begann die sachliche Erforschung der Suggestion und der mit ihrer Hilfe hervorrufbaren Folgeerscheinungen. Zu der Verbalsuggestion treten mancherlei Bedingungen, die zur Hervorrufung jenes Zustandes erforderlich sind, der der hypnotische genannt worden ist. Er stellt eine eigenartige psychische Veränderung dar, während welcher der „Hypnotiseur" eine fast unbeschränkte Herrschaft über das hypnotisierte Individuum besitzt.

Uns interessiert hier in erster Linie der Umstand, daß zur Hervorrufung des hypnotischen Schlafzustandes Maßnahmen getroffen werden, die in sehr weitgehender Weise denen gleichen, unter denen *Pawlow* (vgl. S. 616 ff.) seine Versuchshunde in Schlaf verfallen sah. Die einförmige Umgebung, die Beschränkung der Bewegungsmöglichkeit und endlich ein sich wiederholender, gleichbleibender Reiz waren es, die bedingten, daß die Versuchstiere von Schlaf so übermannt wurden, daß sie auch nach vorausgegangenem Hunger dargebotenes Fleisch verschmähten. Ferner ist bedeutsam, daß bei Wiederholung der gleichen Situation der gleichförmige Reiz immer rascher zum Schlafzustand führte[1]). Soll ein Mensch hypnotisiert werden, dann werden Sinnesreize möglichst ferngehalten. Die Beleuchtung wird eingeschränkt. Akustische Reize werden, soweit nicht die Einwirkung durch das gesprochene Wort in Frage kommt, möglichst ausgeschlossen. Die Person sitzt oder liegt in möglichst bequemer Stellung. Der Hypnotiseur spricht in möglichst monotoner Weise und betont z. B., daß die zu hypnotisierende Person immer müder und müder wird. Die Augenlider werden schwer. Sie senken sich hernieder. Schläfrigkeit macht sich geltend. Mannigfache Sinnesreize führen bei gleichförmiger Anwendung zu dem gleichen Erfolg. Das Wesentliche bleibt die psychische Führung der Versuchsperson durch das Wort[2]). Aus zahlreichen Selbstbeobachtungen ergibt sich, daß sich unter dem Einfluß der psycho-physischen Umstellung zunächst ein zunehmendes Schwere- und Müdigkeitsgefühl einstellt. Mehr und mehr treten die durch die Sinnesorgane vermittelten Beziehungen zur Außenwelt zurück. Um so lebhafter treten innere Erlebnisse in Erscheinung. Es bildet sich mehr und mehr ein Zustand heraus, der mit jenem übereinstimmt, der dem Einschlafen vorausgeht. Der hypnotische Zustand zeigt mannigfache Abstufungen, angefangen

669. J. Springer, Berlin 1926. — *E. Trömner:* Hypnotismus. Teubner, Leipzig-Berlin 1919. — *P. Schilder:* Über das Wesen der Hypnose. 2. Aufl. J. Springer, Berlin 1922. — *August Forel:* Der Hypnotismus oder die Suggestion und die Psychotherapie. 12. Aufl. Ferd. Enke, Stuttgart 1923. — *A. Moll:* Der Hypnotismus. 5. Aufl. Fischers med. Buchhandlung, Berlin 1924. — *W. Hilger:* Die Hypnose und die Suggestion. 2. Aufl. G. Fischer, Jena 1925. — [1]) Vgl. *I. P. Pawlow:* J. de psychol. et path. **23**. 501 (1926). — [2]) Vgl. hierzu u. a. *I. H. Schultz:* Hypnose im Handbuch der Therapie der Nervenkrankheiten (herausgegeben von *O. Vogt*). G. Fischer, Jena 1916. — Zahlreiche Arbeiten über das Gebiet des Hypnotismus finden sich in der Zeitschrift für Hypnotismus. Vgl. z. B. *O. Vogt* in Bd. 3—10 (1895—1902). — Vgl. auch *E. Bleuler:* Affektibilität — Suggestibilität. Marhold, Halle 1906.

von Zustandsformen, die dem Wachzustand noch sehr nahe stehen und der Versuchsperson eine kritische Stellungnahme zu den Maßnahmen des Hypnotiseurs gestatten, wobei jedoch die psycho-physische Umstellung bereits, wie verschiedene Erscheinungen, wie z. B. Auftreten einer eigenartigen Änderung der Muskelspannung — Katalepsie genannt —, herabgesetzte Funktion von Sinnessystemen (z. B. stark verminderte Schmerzempfindung), Illusionen, z. B. des Geruches, gesperrte willkürliche Muskeltätigkeit u. s. w. beweisen, eingetreten ist, bis zum tiefen hypnotischen Schlaf. Unter Umständen zeigt der Übergang des Wachzustandes zum gewöhnlichen Schlafzustand ganz ähnliche Erscheinungen. Es ist dies z. B. dann der Fall, wenn ein Individuum beim Anhören eines für es langweiligen Vortrages trotz größter Gegenwehr einschlummert. Es hört zunächst noch den Redner, jedoch erscheinen die akustischen Eindrücke stark abgedämpft. Es kann sein, daß in diesem Zustand noch ein Verständnis für das besteht, was vorgetragen wird. Bald ist das nicht mehr der Fall. Mehr und mehr hebt der immer tiefer werdende Schlafzustand die Beziehungen zur Umwelt auf. In unbequemer Stellung des Körpers und seiner Anteile verharrt nun das Individuum längere Zeit in tiefem Schlaf. In ganz ähnlicher Weise bemerken wir, wie bei der Hypnose auch dann, wenn das hypnotisierte Individuum den ganzen sich entwickelnden Zustand noch verfolgen kann, eine Lage des Körpers, die im Wachzustand nicht lange ertragen würde, als eine angenehme empfunden wird. Die Versuchsperson hat den Eindruck einer angenehmen, behaglichen Ruhe. Kommt es zur Unterbrechung des hypnotischen Zustandes, dann bestehen je nach seiner „Tiefe“ Erinnerungen an das, was in ihm erfolgt ist, oder aber es sind keine solchen feststellbar. Daß dennoch die in jenem erfolgten Vorgänge Spuren hinterlassen haben, geht daraus hervor, daß bei Wiederholung des hypnotischen Zustandes an bei früheren Hypnosen gegebene Suggestionen angeknüpft werden kann.

Der hypnotische Zustand hat insbesondere dadurch größtes Aufsehen und allgemeines Interesse hervorgerufen, daß in ihm die mannigfaltigsten Täuschungen der Versuchsperson möglich sind, d. h. es lassen sich durch bestimmte Behauptungen Vorstellungen erwecken, die ohne jede Kontrolle als der Wirklichkeit entsprechend angenommen werden. Die Versuchsperson hält tote Gegenstände für Lebewesen, verzehrt mit Behagen Papier als Obst u. s. w. Sie zeigt alle Erscheinungen des Frierens, wenn erklärt wird, es sei sehr kalt. Sie schauert zusammen, hüllt sich ein u. s. w. Man gewinnt den Eindruck, als ob im hypnotischen Zustand, ähnlich wie während des Schlafes, jene Organisationen ausgeschaltet sind, die Assoziationen überwachen und regeln. Kritik und Logik sind „schlafen gegangen“. Eine stark erhöhte Suggestibilität macht sich geltend — sie ist im Wachzustand auch vorhanden, jedoch in individuell recht verschiedenem Ausmaße. Es setzen im hypnotischen Zustand Ideenassoziationen mannigfachster Art ein, die lebhaft an solche der Traumerlebnisse erinnern. Auch diese können von äußeren Reizen beeinflußt sein. In besonders hohem Grade ist der Inhalt der sich vollziehenden Assoziationsgebilde von außen her während des hypnotischen Zustandes bestimmbar. Es sind Eingangspforten zur Außenwelt offen geblieben, und zugleich

sind mancherlei Bahnen und Zentren gehemmt, die während des Wachzustandes in der Regel eingreifen und Geschehnisse aller Art kontrollieren. Aber auch im wachen Zustand ist der Mensch in mehr oder weniger weitem Umfange von seiner Umwelt — dem Milieu — abhängig, in der er lebt[1]). Die Natur als solche formt bestimmte Menschentypen. Es sei z. B. an die Bewohner der Ebene und des Hochgebirges erinnert. Affektbetonte Erlebnisse beeinflussen das ganze Denken und Handeln von Menschenmassen. Man hat von Massensuggestionen gesprochen. Die Ereignisse der einzelnen Zeitalter lassen sich nur vom Gesichtspunkt der psychischen Einstellung der in Frage kommenden Völkerschaften verstehen. Unendlich viele Vorkommnisse des täglichen Lebens erinnern uns fortgesetzt an die Abhängigkeit des psychischen Geschehens des einzelnen Menschen von seiner mittelbaren und unmittelbaren Umgebung. Die Fortschritte der Technik haben der ersteren ein weites Ausmaß gegeben. Der Hinweis auf die Bedeutung von Schlagworten, von an und für sich inhaltlosen und doch zündenden Reden, der Reklame, der Mode u. s. w., mag genügen, um zum Nachdenken anzuregen.

Von größter Bedeutung ist der Umstand, daß der Hypnotiseur mit der in den hypnotischen Zustand versetzten Person in Verbindung bleibt und sie fortgesetzt beeinflussen kann. Von besonderem Interesse ist ferner, daß während der Hypnose Suggestionen erteilt werden können, die sich nach bestimmter Zeit nach erfolgtem Aufwachen auswirken. So hat man z. B. einer Versuchsperson im hypnotischen Zustand den Auftrag erteilt, zu einer bestimmten Stunde einen Stuhl auf einen bestimmten Tisch zu stellen. In der Tat führte sie diesen Auftrag aus. Sie unterhielt sich, unterbrach das Gespräch, stellte den Stuhl auf den Tisch und führte die Unterhaltung weiter. Diese „posthypnotischen" Suggestionen sind jedoch durchaus nicht immer mit einem vollen Erfolg gekrönt. Nicht selten wird über das Auftreten von Unruhe in jener Zeit berichtet, in der ein bestimmter Auftrag ausgeführt werden sollte. Die betreffende Person gibt z. B. an, daß ihr der unsinnige Gedanke gekommen sei, z. B., um bei dem gewählten Beispiel zu bleiben, einen Stuhl auf einen bestimmten Tisch zu stellen. Sie führt den Auftrag jedoch nicht aus. Es lassen sich aus dem täglichen Leben viele Beispiele anführen, die ohne weiteres an posthypnotische Suggestionen erinnern. So gibt es viele Menschen, die dann, wenn sie sich vornehmen, zu einer bestimmten Stunde aufzuwachen, zu der vorgenommenen Zeit in der Tat wach werden. Zahlreich sind Fälle der folgenden Art: Es findet an einem bestimmten Tage zu einer bestimmten Stunde eine wichtige Sitzung statt. Man merkt sich Tag und Stunde. In den nächsten Tagen ist die Erinnerung an die Sitzung ausgelöscht, bzw. man denkt nicht mehr an sie. Ist der in Frage kommende Tag erreicht, dann „meldet sich automatisch" die Erinnerung an das besondere Ereignis. Es kann aber auch sein, daß zur festgesetzten Stunde sich nur eine unbegreifliche Unruhe

[1]) Vgl. hierzu *Willy Hellpach:* Die geopsychischen Erscheinungen. 3. Aufl. 1923. Hier finden sich zahlreiche Literaturangaben. Vgl. auch Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden (herausgegeben von *Emil Abderhalden*). Abt. VI, Teil C (1). 109 (1924).

geltend macht. Man hat die Empfindung, daß irgend etwas „los" sei, man kann sich jedoch an nichts Bestimmtes erinnern, bis einem dann plötzlich einfällt, worum es sich handelt. Es gehört in gewissem Sinne auch das Aufrechterhalten bestimmter Beziehungen zur Außenwelt während des Schlafes in das Gebiet posthypnotischer Suggestionen. Die um ihr Kind besorgte Mutter „nimmt sich vor", beim geringsten von diesem verursachten Geräusch aufzuwachen. Sie bleibt in gewissem Sinne beständig in „Rapport" mit ihrem Kinde. Selbstverständlich werden die ganzen Probleme dadurch, daß wir Analogien auffinden, nicht einfacher, jedoch ist es schon an und für sich bedeutungsvoll, wenn der Nachweis erbracht werden kann, daß der Zustand der Hypnose Beziehungen zu Geschehen hat, das ohne Hervorrufung einer besonderen psycho-physischen Umstellung von seiten einer zweiten Person vor sich geht.

Das, was wir über den hypnotischen Zustand mitgeteilt haben, hält sich mit voller Absicht an der Oberfläche. Ein tieferes Eindringen in das an Erscheinungen mannigfachster Art so reiche Gebiet erfordert ein tiefgründiges Schürfen im Gebiete der Psychologie. Erwähnen wollen wir nur noch in aller Kürze, daß sich im Zustand der Hypnose mancherlei zwangsläufige Assoziationen lösen lassen. Als Beispiel sei angeführt, daß jemand nach Genuß von Kaffee plötzlich heftigsten Stuhldrang verspürt. Dieses für die betreffende Person unangenehme Erlebnis kann bedingen, daß jedesmal, wenn Kaffee aufgenommen wird, vermehrte Darmperistaltik eintritt. Es gelingt diese Verkettung von Erinnerungsinhalt mit einem bestimmten körperlichen Geschehen durch die Einwirkung einer entsprechenden Suggestion zu lösen. Ferner können Schlaflosigkeit, Schmerzen u. dgl. m. günstig beeinflußt werden. Die erstere ist vielfach die Folge von Zweifeln, ob es möglich sein wird, Schlaf zu finden. Gelingt es diese zu beseitigen, dann erfolgt das Einschlafen in manchen Fällen ohne weiteres. Es ist auch die im Zustand der Hypnose vorhandene stark herabgesetzte Schmerzempfindung dazu benützt worden, um Operationen ohne jede Narkose durchzuführen. In der Möglichkeit der suggestiven Beeinflussung von Schmerzen liegt eine große Gefahr, indem diese berufen sind, uns auf Störungen aufmerksam zu machen. In jedem Falle muß ihrer Ursache nachgegangen und auf eine kausale Behandlung gedrungen werden.

Wir haben erfahren, daß sich im Schlafzustand mancherlei Veränderungen feststellen lassen, die uns gestatten, sein Wesen in mancher Hinsicht aufzuklären. Es sei an die herabgesetzte Erregbarkeit des Atemzentrums, an die Veränderungen in der Blutzusammensetzung u. s. w. hingewiesen. Es ist naheliegend, entsprechende Untersuchungen an Personen vorzunehmen, die sich in verschiedenen Stadien des hypnotischen Schlafes befinden. Wie verhält sich bei ihnen die Alkalireserve, der Phosphorsäuregehalt u. s. w. des Blutes?[1]) Wie verhält sich die Reflexerregbarkeit? Ergeben sich Beziehungen zum gewöhnlichen Schlafzustand in seinen verschiedenen Tiefenzuständen? Wir

[1]) *A. Gigon, E. Aigner* u. *W. Brauch* (Schweiz. med. Wochenschr. Nr. 39 [1926]) berichten über Beeinflussung des Blutzuckergehaltes beim Diabetes während des hypnotischen Zustandes.

vermögen diese so wichtigen Fragen zur Zeit noch nicht eindeutig zu beantworten, wohl aber liegen bereits Befunde vor, die mit größter Wahrscheinlichkeit für eine „innere" Übereinstimmung des gewöhnlichen und des durch Hypnose hervorgerufenen Schlafzustandes sprechen. So ist gefunden worden, daß beim letzteren ebenso wie beim ersteren (vgl. hierzu S. 621) der Ca-Ionen-Gehalt des Blutes erniedrigt ist[1]). Es ist dringend erwünscht, daß weitere vergleichende Forschungen über auf verschiedenem Wege herbeigeführte Schlafzustände durchgeführt werden.

Von besonderem Interesse sind Beobachtungen über das Verhalten bestimmter Funktionen von Organen unter dem Einfluß von im Zustand der Hypnose hervorgerufenen Vorstellungen. So ist festgestellt worden, daß im Anschluß an ein suggeriertes „Eßerlebnis" nach einer gewissen Latenzzeit Magensaft zur Abscheidung kommt[2]). Es ereignet sich somit das gleiche, was auch dann zustande kommt, wenn wir im Wachzustand z. B. an eine Speise denken, die wir gerne haben möchten. Es wird der Appetit rege. Die Folge davon ist die Abgabe von Appetitsaft. Auch die Bewegung von Magen und Darm sind von Suggestionen der genannten Art aus beeinflußbar. Interessant ist ferner die Beobachtung, daß hypnotische Affekterlebnisse zu einer Steigerung des Stoffwechsels führen, während die Vorstellung von Muskelarbeit ohne Einfluß auf diesen bleibt[3]). Die Zunahme des Stoffwechsels ist sehr wahrscheinlich — wenigstens zum Teil — auf eine solche des Zentralnervensystems zurückzuführen. In dieser Hinsicht ist von Interesse, daß beim Hunde bei intermittierender Belichtung des Auges eine Steigerung des Stoffwechsels um 7·2% festgestellt werden konnte[4]). Leider fehlt uns noch ein direkt erschlossener Einblick in die Beteiligung des Nervengewebes und seiner Anteile am Gesamtstoffwechsel. Von großem Interesse ist, daß sich die Harnausscheidung im Zustand der Hypnose beeinflussen läßt[5]). Auf die Beeinflussung des Blutkreislaufsystems durch bestimmte Suggestionen haben wir schon mehrfach aufmerksam gemacht[6]). Vor allem ist das Vasomotorensystem durch solche sehr leicht beeinflußbar. Ja, es ist in Einzelfällen gelungen, an bestimmten Körperstellen das Auftreten von „Brandblasen" zu suggerieren. Auch trophische Störungen konnten hervorgerufen werden. Interessant sind auch Feststellungen über suggestiv bedingte Änderungen der Hauttemperatur[7]).

Viel erhoffte man zur Aufklärung des hypnotischen Zustandes beim Menschen von gewissen Beobachtungen an Tieren, die schon seit langer

---

[1]) Vgl. *F. Glaser:* Klin. Wochenschr. 1492 (1924). — *V. Demole:* Arch. f. exper. Path. u. Pharmak. **120**. 229 (1927). — [2]) *R. Heyer:* Archiv. f. Verdauungskrankheiten. **27**. Heft 4/5 (1921); **29**. Heft 1/2 (1922); Klin. Wochenschr. 2274 (1923). — [3]) *E. Grafe* u. *Traumann:* Zbl. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **62**. 237 (1920); Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilk. **79**. 359 (1923). — *E. Grafe* u. *L. Mayer:* Z. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie. **86**. 247 (1923). — [4]) *Alexander* u. *Revesz:* Biochem. Z. **44**. 95 (1912). — Vgl. auch *O. Moltschanowa:* Biochem. Z. **179**. 112 (1926). — [5]) *Heilig* u. *Hoff:* Deutsche med. Wochenschr. 1625 (1925). — *Marx:* Klin. Wochenschr. **4**. 2339 (1925); **5**. 92 (1926). — [6]) Vgl. auch *Felix Deutsch* u. *E. Kauf:* Z. f. d. ges. exper. Medizin. **32**. 197 (1923); **34**. 71 (1923). — Vgl. über psychiche Beeinflussung von Herztätigkeit und Atmung: *Paul Astruck:* Arch. f. d. ges. Psychol. **45**. 266 (1923). — Vgl. auch S. 565. — [7]) *H. Berger:* J. f. Psychol. u. Neurol. **27**. 209 (1922). — *Eichelberg:* Deutsche Z. f. Nervenheilk. 352 (1921).

Zeit die Aufmerksamkeit der Forscher von verschiedenen Gesichtspunkten aus auf sich gezogen haben[1]). Es sind dies eigenartige, in der Regel ganz plötzlich eintretende Zustände von Bewegungslosigkeit. Man hat sie in unmittelbare Beziehung zum hypnotischen Zustand des Menschen gebracht. Dementsprechend ist die Bezeichnung tierische Hypnose gebraucht worden. Es finden sich in der Tat mancherlei Analogien, jedoch handelt es sich ohne Zweifel nicht um restlos identische Zustände. Es geht dies ohne weiteres daraus hervor, daß auch Tiere ohne Großhirn[2]) in den Zustand der Bewegungslosigkeit übergeführt werden können, ja es sind für den Eintritt der für die „tierische Hypnose" charakteristischen Bewegungslosigkeit in abnormen Haltungen bei Säugern — untersucht sind Kaninchen und Meerschweinchen — Pallium, Vorderhirnganglien und Thalamus opticus entbehrlich[3]). Es spielen sich jene Vorgänge, die zur „Hypnosekatalepsie" erforderlich sind, im wesentlichen vom Mittelhirn abwärts ab. Es handelt sich bei den tierischen Organismen stets um eine reflektorisch ausgelöste tonische Hemmung der Zentren für Ortsbewegung und für Lagekorrektion. Dabei finden sich häufig Veränderungen des Muskeltonus — z. B. kataleptische Starre — und der Reflexerregbarkeit[4]). Ferner finden sich auch solche auf dem Gebiete der Sinnesfunktionen. Die hierher gehörenden Erscheinungen haben mannigfache Bezeichnungen erhalten. So spricht man z. B. von einem Totstellreflex, einem Immobilisationsreflex, von Katalepsie, von Kataplexie u. s. w. Wirbellose und Wirbeltiere zeigen gleicherweise die reflektorisch auslösbare Bewegungslosigkeit. Sie ist teils als eine Schutzmaßnahme aufzufassen, teils dient sie anderen Zwecken. So beobachtet man bei manchen Tieren die Versetzung des Weibchens in den bewegungslosen Zustand aus Anlaß der Paarung und Befruchtung[5]). Betrachtet man jene Erscheinungen, die bei der Hypnose des Menschen auftreten, je nachdem sie psychischer oder physischer Natur

---

[1]) Vgl. hierzu *M. D. Schwenter:* Deliciae physico-mathematicae. Nürnberg 1636. — *A. Kircher:* Ars magna lucis et umbrae. Rom 1646. — *Oken:* Allg. Naturgesch., Tierreihe III. 565. Stuttgart 1836. — *J. N. Czermak:* Z. f. wissenschaftl. Zool. **37**. 342 (1856); *Pflügers* Archiv. **7**. 107 (1873). — [2]) Vgl. die inhaltsreiche Arbeit von *Emil Heubel: Pflügers* Archiv. **14**. 158 (1877). — Vgl. auch *M. Verworn:* Beiträge zur Physiologie des Zentralnervensystems. 1. Die sog. Hypnose der Tiere. G. Fischer, Jena 1898. — [3]) *E. A. Spiegel* u. *A. A. Goldbloom: Pflügers* Archiv. **207**. 361 (1925). — Vgl. auch *Szymansky: Pflügers* Archiv. **148**. 111 (1912). — [4]) Vgl. hierzu *E. Mangold* u. *A. Eckstein: Pflügers* Archiv. **177**. 1 (1919). — *A. Eckstein: Pflügers* Archiv. **177**. 38 (1919). — [5]) Vgl. zu dem so vielgestaltigen Forschungsgebiet: *W. Preyer:* Die Kataplexie und der tierische Hypnotismus. G. Fischer, Jena 1878. — *R. Heidenhain:* Der sog. tierische Hypnotismus. Physiologische Beobachtungen. Breitkopf u. Härtel, Leipzig 1880. — *Ernst Mangold:* Hypnose und Katalepsie bei Tieren im Vergleich zur menschlichen Hypnose. G. Fischer, Jena 1914; Ergebnisse der Physiologie (herausgegeben von *Asher* u. *Spiro*). **18**. 79 (1920). — *E. Rabaud:* Bull. biol. de la France et de la Belgique. **41**. 117 (1916); **53** (1919). — *H. F. O. Haberland: Bruns'* Beiträge zur klin. Chir. **135**. 370 (1925). — Vgl. vor allem die eingehende, mit vielen Literaturangaben versehene Darstellung von *R. W. Hoffmann* im Handbuche der normalen u. pathol. Physiologie (herausgegeben von *A. Bethe, G. v. Bergmann, G. Embden* u. *A. Ellinger*). **17**. 690. J. Springer, Berlin 1926. — Vgl. auch *J. P. Pawlow:* Die höchste Nerventätigkeit (das Verhalten) von Tieren. 270 ff. J. F. Bergmann, München 1926.

sind, getrennt für sich, dann lassen sich mit großer Wahrscheinlichkeit unter ausschließlicher Berücksichtigung der letzteren Beziehungen zwischen der menschlichen und tierischen Hypnose knüpfen. Vor allem erkennen wir aus den an Tieren gemachten Feststellungen besonders deutlich, daß im hypnotischen Zustand des Menschen ohne Zweifel nicht nur Großhirnrindengebiete beteiligt sind, vielmehr machen sich mehr oder weniger tiefgehende Umstellungen in subkortikalen Gebieten des Zentralnervensystems geltend. Sie sind es, die Einfluß auf die Skelettmuskulatur — teils im Sinne der Erschlaffung, teils im Sinne einer Starre —, auf die Atmung, den Kreislauf u. s. w. gewinnen. Es eröffnet sich uns hier ein weites Gebiet der Forschung, sobald die bei der tierischen Hypnose vorhandenen Zustände mit allen zu Gebote stehenden Hilfsmitteln der physiologischen Forschung angegangen werden.

Sachverzeichnis.

(Die Ziffern bedeuten die Seitenzahlen.)

A.

Absolute Muskelkraft 302.
Absterbevorgang 246.
Abwehrreflexe 459.
Achsenzylinder 169.
Achsenzylinderfortsatz 104.
Adaptation bei Bewegungsvorgängen 31.
Adaptationsspannung der Muskeln 66.
Adeninphosphorsäure in der Muskulatur 308.
Adiadochokinese 92.
Adrenalin, Einfluß auf Enthirnungsstarre 359.
Adversionsbewegungen 524.
Aërobe Phase des Muskelstoffwechsels, energetisches Geschehen in 324.
Affekte, Einfluß auf körperliches Geschehen 570.
— Einfluß auf Muskelleistungen 363.
Afferente Nerven 128.
Agonisten, Kontrolle ihrer Tätigkeit 383.
Akinesen 66.
Aktionsströme im Nervengewebe 126.
— im Muskelgewebe 253.
Alkalireserve im Schlafzustand 610.
Alles-oder-Nichts-Gesetz 135.
— Frage seiner Gültigkeit bei Reflexen 463.
— für Ganglienzellen gültig? 489.
— Gültigkeit beim Muskel 269.
Alterationsstrom 173.
Ammoniak, Einfluß auf Muskelkontraktion 242.
— Bildung während der Muskeltätigkeit 308.
— — im Nervengewebe 123.
Amputationsstumpf, Versuche am 34.
Amputierte, Bewegungsvorstellungen 34.
Anaërobe Phase der Muskeltätigkeit 322 ff.
Analyse, als Forschungsmethode 597.
Anaërobe und aërobe Phase der Muskelkontraktion 314 ff.
Anelektrotonus 182.
— und H-Ionen 201.
Anenzephale, Reflexe bei 458.
Anionen, Einfluß auf Laktazidogenabbau 226.
— — — Struktur der quergestreiften Muskelfaser 226.
Anisosthenie 91.
Anode, Verdichtung an der — beim Durchfließen eines Stromes durch den Nerven 195.
Anschlagszuckungen 285.
Antagonisten 368.
— Kontrolle ihrer Tätigkeit 383.
Antagonistentätigkeit 30 ff.
Äpfelsäure, Vorkommen im Muskelgewebe 309.
Appetit 596.
Apraxie nach Veränderungen des Balkens 581.
Aquaeductus Sylvii 538.
Arachnoidea 534.
Arachnoidealzotten 549.
Arbeit, maximale, ihre Beeinflussung 335.
Arbeitsleistung 297.
— Einfluß der Übung auf 424 ff.
Arbeitsphysiologie 426.
Arbeitspsychologie 427.
Arbeitssammler nach *A. Fick* 300.
Architektonik der Großhirnrinde der Meerkatze 521 ff.
— — — des Menschen 525 ff.
Area architectonica 521.
— gigantopyramidalis 522, 552.
— striata 523.
— supragranularis 523.
Arme, Mitbewegung beim Gehen 65, 418.
Armzentrum 21.
Arteria basilaris 539.
— carotis interna 538.
— cerebri media 539.
— — anterior 539.
— chorioidea anterior 542.
— — posterior 542.
— communicans anterior 539.
— — posterior 539.
— corporis callosi 539.
— fossae Sylvii 539.
— ophthalmica 538.
— vertebralis 538.
Arteriae corebri posteriores 539.
— meningeae 533.
— profundae cerebri 539.
Assoziative Reflexe 494.
Assoziationen, Neuknüpfung von solchen 38 ff.
Assoziationsbahnen 577.
Assoziationssysteme 577.
Assoziationszentren 578.
Astasie 79.
Asthenie 79.
Asynergie 91.
Ataxie nach Störungen im Kleinhirn 91.
Atemtätigkeit, Beeinflussung von der Großhirnrinde aus 565.
Atemzentrum, seine Erregbarkeit im Schlafzustand 607.

Athetotisches Syndrom 67.
Atlanto-occipital-Gelenk 392.
— Feststellung 410.
Atmung, Beeinflussung von der Großhirnrinde aus 524.
— Einfluß auf Liquordruck 554.
— während des Schlafes 607.
Atonie 79.
Atrophie des Muskelgewebes, neurotische 364.
Atropin, Einfluß auf quergestreifte Muskulatur 356.
Aufmerksamkeit, Einfluß auf Gehirnvolumen 569.
Aufrichten beim Kinde 404.
Aufstehen beim Kinde 404.
— beim Erwachsenen 404.
Aufwachen 624.
Augenbewegungen, Einfluß der Großhirnrinde auf 524.
Augenmuskeln, bilaterale Innervation 15.
— ohne Eigenreflexe 432.
Ausdrucksbewegungen 65.
Ausfallserscheinungen nach Störungen im Zentralnervensystem 599.
Ausholen 381.
Ausschleichen des Stromes 153.
Autosuggestionen 625.
Auxotonische Muskelkontraktion 284.
Axialstrom 172.
Axon 104.
Axonreflexe 433.
Axoplasma 110.
Azetylcholin, Einfluß auf quergestreifte Muskulatur 356.

B.

Bahnung 89.
— bei Eigenreflexen 438.
— von Reflexen 474.
Balken 578.
— Funktionen 579 ff.
Balkenataxie 581.
Balkenfasern 578.
Bänder 222.
Basen, Einfluß auf Muskelkontraktion 242.
— quaternäre, Einfluß auf Sohlenplatte 279.
Bathmotrope Wirkung des N. sympathicus auf den Skelettmuskel 362.
Bauchdeckenreflex 483.
Bauchdeckenreflexe, Verhalten bei Hemiplegie 29.
*Bechterew*scher Kern 44.
Bedingte Reflexe 494.
Bedingungsreflex 506.
Bein, aktives und passives 415.
Beine, Asymmetrie ihrer Funktionen 402.
Beinzentrum 21.
Belastung, Einfluß auf Hubhöhe 298.
Bernsteinsäure, Vorkommen im Muskelgewebe 308.
Beugereflex, doppelseitiger 484.
— gekreuzter 476.
Bewegungen, mitläufige 376.
— gegenläufige 376.
— geführte 377.
Bewegungsvorgänge, Einfluß der Psyche auf 31, 380, 382.
— sich gegenseitig bedingende 375.
— nach Reizung der motorischen Großhirnrindenzone 18.
Bewegungsvorstellung, Einfluß auf Muskeln 260.
Bewegungsvorstellungen, ihre Bedeutung 37.
Bewegungszentren in der motorischen Großhirnrinde 21.
Bewußtsein 98.
— Erscheinungen des, bei Reizung der Großhirnrinde 526.
— Frage nach seinem Wesen 516.
— Sitz des 449.
Bindearme 59.
Bizepssehnenreflex 434.
Blut, Zusammensetzung im Schlafzustand 610.
Blutdruck, Beeinflussung von der Großhirnrinde aus 565.
— und Hypothalamus 54.
— im Schlafzustand 610.
Blutgefäßreaktionen unter psychischen Einflüssen 567.
— bei Ermüdung 566.
Blutgefäßweite, Beeinflussung von der Großhirnrinde aus 565.
Blutversorgung, Einfluß auf Erregbarkeit des Nerven 177.
Brachia cerebelli 58.
— conjunctiva cerebelli 58.
— pontis ad cerebellum 58.
Bremsung von Bewegungen 30.
*Brondgeest*sches Phänomen 341.
Brückenbahn, frontale 50.
Brustwirbelsäule, ihre Krümmung 409.
Bulbi, Stellung im Schlafzustand 613.
Bulbokapnin, Einfluß auf Muskulatur 233.
Bulbus venae jugularis 533, 544.
Bursae synoviales 222.

C.

Ca-Ionen, Einfluß auf Erregbarkeit des Nerven 198.
— und Schlaf 621.
Caput longum M. bicipitis femoris, Wirkung 378.
Carcinus Maenas 114.
Cercopithecus, Gehirn von 521.
Cerebellum 56.
— seine Funktionen 71.
— seine Gebiete 87.
— Lokalisationsproblem beim 85.
— Reizversuche am, 85.
— psychische Funktionen 98.
Cerebrale Kinderlähmung 67.
Charakter 595.
Chemische Reizung des Nerven 147.
*Cheyne-Stokes*sches Atmen 607.
Chlorionen, Einwanderung in den tätigen Muskel 319.
Chloroform, Einfluß auf Muskelkontraktion 243.
Cholesterin, Beziehung zur Muskelkontraktion 309.
Cholesterinester, Beziehung zur Muskelkontraktion 309.
Cholin, Beziehung zum Kreatin 357.
— Einfluß auf quergestreifte Muskulatur 356.
— Wirkung 211.
Cholinester, Wirkung 211.
Chorea 67.
Choreatisches Syndrom 66.
Chronaxie 159.
— Muskulatur 265.
Circulus arteriosus Willisii 539.
Cisterna cerebello-medullaris 536.

Cisterna fossae Sylvii 536.
— magna 536.
— terminalis 556.
Commissura anterior 578.
— cerebri magna 578.
— hippocampi 578.
Confluens sinuum 533.
Conus terminalis 556.
Corethra plumicornis 125.
Corpus callosum 578.
— — Funktionen 579 ff.
— Luysi 46.
— — Folgen von Verletzungen der 68.
— restiforme 61.
— subthalamicum 46.
Cortex praefrontalis 50.
Cortico-bulbäre Systeme 1 ff.
Cortico-spinale Systeme 1 ff.
Crura cerebelli 58.
— — ad cerebrum bzw. ad corpora quadrigemina 58.
— — ad medullum oblongatam 58.
— pontis ad cerebellum 58.

D.

Daphnia magna 125.
Dauerkontraktion 262.
— tonische 233.
Dauerübungen, Einfluß auf Muskelgewebe 426.
Dauerverkürzung des Muskels 252, 288.
Decussatio Foreli 46, 47.
— pyramidum 23.
Deformationsarbeit 229
Deformationsströme 256.
Degeneration von Nervenfasern 116 ff.
Dehnbarkeit des Muskels 227.
Dehnungskurve des Muskels 228.
Dehnungsreflexe 343.
Dehnungsrückstand beim Muskel 228.
Dehnungswiderstand, passiver, der Muskulatur 66.
Dehnungszustand der in situ befindlichen Skelettmuskulatur 229.
*Deiters*scher Kern 44, 62.
Dekrement 135.
Demarkationsstrom 173.
Dendriten 104.
Denkorgane 578.
Depolarisationsstrom 163, 165.
Depressive Kathodenwirkung 182.
Diaphragma sellae turcicae 533.
Diaschisis 600.
Direkte Muskelreizung 279.
Doppelschicht, elektrische 189.
Doppelschritt, zeitliche Verhältnisse eines 417.
Doppelsinniges Leitungsvermögen 11.
— — der Muskelfaser 277.
Drehgelenk 390.
Druck als Reiz 144.
Druckelastizität 234.
Drucklähmung 146.
Dura mater 532.
— — cerebralis 533.
Durst 595.
Dysarthrie nach Störungen im Balkengebiet 581.
Dysmetrie 92.
Dyspraktische Störungen nach Veränderungen im Balkengebiet 581.

E.

*Eckard-Pflüger*sche Zukkungsregel 186.
Effektorische Nerven 127.
Efferente Nerven 128.
Eigenreflexe 31, 432.
— ihre Auslösung 433 ff.
— Reflexzeit 434.
— Bahnung bei 438.
— ihre Bedeutung 445.
— Beziehung zum Reiz 436.
— ihre Besonderheiten 436.
— kein Einfluß des Strychnins auf 444.
— Einzelzuckungen bei 264.
— Fehlen der Summation der Reize 444.
— ihre Hemmung 442.
— Kunstgriffe zu ihrer Auslösung 439.
— Refraktärperiode bei 438.
— und willkürliche Innervation 439, 444.
Eigenrhythmus der Muskelzellen 258.
— des Nerven 208.
— — — sein Zustandekommen 209.
— der motorischen Kerngebiete des Rückenmarkes 259.
Eingeschlafensein von Gliedmaßen 146.
Einschleichen des Stromes 153.
Einzelzuckung bei Eigenreflexen 261.
— Wärmeentwicklung bei 325.
Eiweißketten als Modell für den erregten Zustand 189.
Ekel 596.
Elastische Kräfte, Einfluß auf Bewegungsverlauf 387.
Elastizitätsmodul 228.
Elektrische Fische 213.
— Reizung des Nerven 149.
Elektrisches Organ 213.
Elektrotonische Ströme 178.
Elektrotonus 178.
— und Polarisation 178.
— Prüfung durch mechanische Reize 181.
Ellbogengelenk 389.
Encephalitis lethargica epidemica 67, 619.
Endarterien im Gehirn 541.
Energetische Vorgänge bei der Muskelkontraktion 303.
Energiewechsel des tätigen Muskels 322 ff.
— — — — Berechnung der Energieanteile auf das einzelne Geschehen 323.
Engramm 582.
Entartungsreaktion 186, 364.
Enthemmung 599.
Enthirnungsstarre nach Entfernung der Frontalregion 559.
— Stoffwechsel bei 346.
— Erregungsströme bei 347.
— Tonusfrage 344.
Entnervung des Muskels, Folgen 363.
Entwicklungshemmungen im Zentralnervensystem 116.
Epiduralraum 556.
Epilepsie 18.
Ergogramm 333.
Ergograph 333.
Ergotamin, Schlaferzeugung mit 620.
Erholungspausen, Einfluß auf Ermüdung 331.
Erholungsperiode des Muskels, energetisches Geschehen in 324.
Erholungsvorgang beim Muskel 315.
Ermüdbarkeit, Abhängigkeit von bestimmten Einflüssen 426.
— von Nerven 138.
Ermüdung 329.
— Einfluß gewohnter Bewegungen auf ihren Eintritt 424.

Ermüdung, Einfluß auf den Kontraktionsverlauf von Muskeln 273.
Reflexumkehr bei 481.
— der Reflexzentren 489.
— ihr Wesen 306.
Erregbarkeit, Einfluß des konstanten Stromes auf 177.
— Einfluß von Strychnin auf 489.
— im Elektrotonus 179.
Erregung, Wesen der 186 ff.
Erregungsstrom 168.
— nicht einheitliche Natur 205.
— und Kontraktionsablauf in ihrem zeitlichen Verhältnis 261.
— monophasischer 168.
— seine Phasen 134.
Erregungsströme, Energieaufwand der 513.
— Messung von 171.
— und Milchsäurebildung 262.
— des Muskels 253.
— — — und Reizfrequenz 257.
— ihr Nachweis als Mittel zur Erkennung von an bestimmten Bewegungen beteiligten Muskeln 379, 383 ff.
— im Nervengewebe 126.
Erregungsstromstöße als Reiz 203.
Erregungsvorgang, sein Wesen 144 ff.
Eupraxie, Bedeutung des Balkens für die 581.
Exaltationsphase im erregten Muskelgewebe 259.
Extensorreflex, gekreuzter 467.
Extrapyramidale Systeme 44 ff.
— — Störungen innerhalb der 65 ff.
Extrastrom 154.
Extrawärme bei Muskeltätigkeit 325.
Extremitäten, Großhirnrindenzentren für 523, 524.

F.

Falx cerebri 533.
Fasciculus longitudinalis medius 53, 62.
Fascie des Muskels 222.
Faszienreflexe 432.
Faustschluß 65.
Fehler, persönlicher 588.
Fettstoffwechsel des Nervengewebes 122.
Fibrae arciformes 58.
Fibrilläres Zucken 148.
Fibrillen der quergestreiften Muskeln, ihr Bau 224.
Fibrillenbündel der quergestreiften Muskulatur 219.
Fiederung von Muskeln 222.
Fingerzentrum 21.
Fische, bedingte Reflexe bei 505.
— elektrische 213.
Fixationsspannung der Muskeln 66.
Flimmern des Muskelgewebes 148.
Flokkulus, Beziehung zu Augenbewegungen 85.
Fluchtreflexe 65, 459.
Fluorionen, Einfluß auf Laktazidogenstoffwechsel 319.
Foramen Magendii 538, 549.
— Monroi 538.
Foramina Luschkae 549.
*Forel*sche Faserungen 52.
Formatio vermicularis des Kleinhirnes 88.
Fornix transversus 578.
Fortbewegung, Reflexe bei 476.
Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven 127.
— — — — Bestimmung der 129.
— — — Abhängigkeit von der Temperatur 137.
Föten, Reflexe bei 450.
*Foville-Flechsig*sche Bahn 61.
Fremdreflexe 456.
Fremdsuggestionen 626.
Frontallappen, motorische Funktionen des 15.
Fronto-rubrale Haubenbahn 47.
Frostschauer 446.
Fumarsäure, Vorkommen im Muskelgewebe 309.
*Funke*sche Nase 351.
Fuß, Größe seines Druckes auf Unterlage während des Gehens 419.
Füße, ihre Funktion beim Stehen 412.
Fußsohlenreflex 452.
Fußsohlenreflex, Beeinflussung des, vom Großhirn aus 481.
Fußvolumen beim Stehen 406.

G.

Gähnen 510.
Gähnzentrum 510.
Galvanis Versuche 149.
Galvanischer Strom als Mittel zur Reizausübung 151.
Ganglienzelle 104.
Gaswechsel des Zentralnervensystems 121.
— der peripheren Nerven 121.
Gedächtnis 593.
Gedankenlesen 570.
Gefäßreflex, Verhalten bei Ermüdung 481.
Geführte Bewegungen 377.
Gegenläufige Bewegungen 376.
Gehbewegung 415 ff.
Gehen 414.
— Höhenschwankungen 417.
— seitliche Schwankungen 417.
— Reflexvorgänge beim 475 ff.
— Verhalten des Schwerpunktes beim 418.
— zeitliche Verhältnisse der einzelnen Phasen 417.
Gehirn, Stoffwechsel 121 ff.
Gehirngewichte einiger geistig hochstehender Persönlichkeiten 576.
Gehirnpuls 552.
Gehirnvenen 543.
Gehirnvolumen unter verschiedenen psychischen Einflüssen 568.
Geistesarbeiten, Schlaf bei 609.
Gelenk, Versteifung 368.
Gelenke und ihre Ausgestaltung 389.
Gelenkreflexe 432.
Gemeinsame Strecke in Reflexsystemen 462.
Geschlechtsdrüsen, Einfluß auf Ermüdbarkeit von Skelettmuskeln 426.
Gesetz der polaren Erregung 164.
Gesichtsmuskulatur, mimische, ohne Eigenreflexe 432.
— Eupraxie der 581.

Gesichtszentrum 21.
Gewohnheit, Einfluß auf Ermüdung 424.
Gewohnheiten 507.
Ginglymus 389.
Gipfelzeit 273.
Glatte Muskeln, Art ihrer Reaktion auf Reize 267.
Glatte Muskulatur, Chronaxie 265.
— — Reizfrequenz zur Hervorrufung eines Tetanus 289.
— — Spannungsentwicklung in 283.
— — Summation der Zuckungen bei 294.
— — Tetanus bei 294.
— — Tonus 335.
— — Totenstarre 246.
— — Vorkommen von Kreatin, Karnosin in 308.
Gleichung, persönliche 588.
Gleitende Sperrung von Muskeln 338.
Gliahülle 112.
Globus pallidus, Folgen seiner Entfernung 69.
Glutathion, Vorkommen im Muskelgewebe 309.
Glykogen, Auf- und Abbau, Einfluß von Nerven auf 309 ff.
— Kalorien aus 322.
— im Nervengewebe 121.
Glykogenhydrat, Kalorien aus 322.
Glykogenstoffwechsel des Muskels, Einfluß des N. sympathicus auf 310.
*Gowers*sche Bahn 61.
Granulosa 9.
Grau des Nervensystems 114.
Großhirn, Einfluß von Inkreten auf Leistungen des 531.
— hemmt Reflexe 459 ff., 485.
Großhirnlose Menschen 602.
— Tiere 601.
Großhirnrinde, motorisches Gebiet 15.
— Topographie 517.
— Vertretung des sympathischen Systems in der 565.
— Zahl der „Innervationsstöße" bei der willkürlichen Muskelkontraktion 259.
Großhirnrindenexstirpation im motorischen Gebiet, Folgeerscheinungen 15.
Großhirnrindengegend, motorische Erregbarkeit der 19.
Großhirnrindenzonen, sensorische, Abgrenzung 18.
Grunzlaute, Auslösung von der Großhirnrinde aus 526.
Gymnotus electricus 213.

H.

Hakenbündel 62.
Halbwertzeit 160.
Halsmuskulatur, Großhirnrindenzentrum für 523.
Halswirbelsäule, ihre Krümmung 409.
Haltemuskeln 351.
Haltung, normale des Körpers 409.
Handgelenk 392.
Harnblase, Beeinflussung von der Großhirnrinde aus 566.
Härte des Muskels 234.
Härterückstand beim Muskel 234.
Haubenbahn, fronto-rubrale 47.
Haubenkern, motorischer 48.
— roter 98 ff.
Hauptolive 62.
Haut, Einfluß auf den Muskeltonus 343.
Hautreflexe 483.
— bei Amphibien 459.
Hebel, einarmige, Muskeln, die als solche wirken 370.
— zweiarmige, Muskeln, die als solche wirken 370.
Hebelwirkungen der Extremitätenmuskeln 370.
v. Helmholtz, Gehirn von 575.
Hemiballismus 68.
Hemiplegia alternans facialis 26.
— — oculomotoria 26.
— completa 26.
— cruciata 26.
— incompleta 26.
Hemiplegie, Verhalten von Reflexen bei 483.
Hemmung bei Eigenreflexen 442.
— von Reflexen vom Gehirn aus 485.
Hemmungen im Gebiete der Reflexe 463 ff.
— echte und scheinbare 465.
— intrazentrale 465 ff.
Hemmungsbahnen 465.
Hemmungszentren 465.
Herzmuskel, Gehalt an Kreatin, Karnosin 308.
Herztätigkeit, Beeinflussung von der Großhirnrinde aus 565.
— Einfluß auf Liquordruck 552 ff.
— im Schlafzustand 610.
Heterosuggestionen 626.
Hexosediphosphorsäureester 313.
Hexosemonophosphorsäureester 313.
H-Ionen, Einfluß auf Erregbarkeit des Nerven 198.
Hirndruck 552.
Hirngewicht und Intelligenz 575.
Hirnpuls 552.
Hirnvolumen im Schlafzustand 611.
Höchstleistungen beim Sport, ihre Begrenzung 329.
*van't Hoff*sche Regel, Gültigkeit bei Muskelzuckung 272.
Höhlengrau des dritten Ventrikels und Schlafzentrum 619.
Hubhöhe, Einfluß der Belastung auf 298.
Hüftgelenk, Feststellung im 411.
Huglings-Jacksons Rindenepilepsie 18.
Humero-ulnar-Gelenk 389.
Hund, ohne Großhirn 601.
Hunger 595.
Hyperkinesen 66.
Hypertrophie des Muskelgewebes 365.
Hypnose 625.
— Katalepsie 632.
— tierische 632.
Hypnotica 625.
Hypnotischer Zustand 627.
Hypophyse 54.
— Inkretstoffe der, Abgabe an den Liquor cerebrospinalis 548.

I.

Idiomuskulärer Wulst 294.
Immobilisationsreflex 632.
Inaktivitätsatrophie 363.
Indifferenzpunkt beim Elektrotonus 181.
Indirekte Muskelreizung 279

Induktion, simultane und sukzessive 35.
Induzierter Strom, als Mittel zur Reizausübung 151.
Initiale Wärmebildung 326.
Inkretionsorgane, Einfluß auf Leistungen des Großhirns 531.
— und Psyche 571.
Innervation der quergestreiften Muskulatur 353 ff.
— reziproke 29.
— ihr Wesen 211.
— willkürliche und Eigenreflexe 444.
Inosit, Vorkommen im Muskelgewebe 308.
Inotrope Wirkung des N. sympathicus auf den Skelettmuskel 362.
Instinkte 509.
— sexuelle 509.
— Trieb zur Nahrungsaufnahme 509.
Insuffizienz, aktive 374.
— passive 374.
— mehrgelenkiger Muskeln 374.
Insulin, Einfluß auf Kohlenhydratgehalt des Nervengewebes 121.
Intelligenz, Sitz der 559.
— Unmöglichkeit ihrer Lokalisation 573.
Interareale Systeme 577.
Interkostalnerven, Bauchdeckenreflex 483.
Interregionale Systeme 577.
Intraareale Systeme 577.
Intrazentrale Hemmungen 465 ff.
Ionenkonzentration, Veränderung im erregten Zustand 189 ff.
Irreziproke Reizübertragung 11.
Ischämische Muskelkontraktur 248.
Ischio-krurale Muskeln, ihre Wirkung 375.
Isokortex 522.
Isometrische Muskelkontraktion 282.
— Muskeltätigkeit 230.
— Zuckungen, Summation 291.
Isometrischer Tetanus 293.
Isotonische Muskeltätigkeit 230.
— Muskelzuckung 267.

J.

*Jendrássik*scher Handgriff 439.

K.

Kalium, Einfluß auf den Tonus 355.
— Gehalt des Muskelgewebes an 309.
Kaliumgehalt der Markscheide 109.
Kalorischer Nystagmus, Einfluß auf Augenbewegungen 525.
Kältenystagmus, Einfluß auf Augenbewegungen 525.
Kältestarre des Muskelgewebes 245.
Kardinalzeit 154.
Karnitin, Vorkommen im Muskelgewebe 308.
Karnosin, Vorkommen im Muskelgewebe 308.
Katalepsie 628. 632.
Kataleptische Totenstarre 247.
— Starre 628.
Kataplexie 632.
Katatonische Starre 348.
Katelektrotonus 182.
— und OH-Ionen 201.
Kathode, Auflockerung an der, beim Durchfließen eines Stromes durch den Nerven 195.
— physiologische 165.
Kathodenwirkung, depressive 182.
Kationen, Einfluß auf Laktazidogenabbau 226.
— Einfluß auf Struktur der quergestreiften Muskelfaser 225.
Kaubewegungen, Auslösung von der Großhirnrinde aus 526.
Kaumuskeln, bilaterale Innervation 15.
Kauzentrum 21.
KCl, Einfluß auf Erregbarkeit des Nerven 198.
Kehlkopfmuskeln, bilaterale Innervation 15.
Kehlkopfmuskulatur, Großhirnrindenzentren für 524.
Kehlkopfzentrum 21.
Kennzeit 159.
Kephalin 119.
Kernleiter 178.
Kernsäulen des Rückenmarks 6.
Kinder, bedingte Reflexe bei 505,
— ohne Großhirn 602.
Kinderlähmung cerebrale 67.
— spinale 38, 483.
Kleinhirn 56 ff.
— seine Funktionen 71.
— seine Gebiete 87.
— psychische Funktionen 98.
Kleinhirnataxie 91.
Kleinhirnstiele 58.
Kletterfasern des Kleinhirns 58.
Klimmzug 367.
Klonus, seine Entstehung 445.
Kniegelenk 390.
— Feststellung im 411.
Knochen, ihr Feinbau 393 ff.
Knochenmark, seine Funktionen 394.
Knochenreflexe 432.
Koffein, Einfluß auf Muskelkontraktion 243.
Kohlensäuresparung im Schlafzustand 607.
Kokain, Starre nach Einwirkung von 348.
— seine Wirkungen 622.
Kommissurenfasern 578.
Kompensation bei Bewegungsvorgängen 31.
Kompensationsmethode zur Messung von Erregungsströmen 171.
Kondensatorentladung als Mittel der Reizausübung 152.
Konstanter Strom als Mittel zur Reizausübung 151.
— — Wirkung auf Erregbarkeit 177.
Kontraktiler Tonus 349.
Kontraktionen, tonische, quergestreifter Muskulatur 349.
Kontraktionsverlauf und Erregungsstrom in ihrem zeitlichen Verhältnis 262.
Kontraktionswelle, Fortpflanzung 280.
Kontraktur bei der Ermüdung 275.
Konzentrationsketten als Modelle für den erregten Zustand 189.
Kopf, Lage seines Schwerpunktes 410.
Kopfmuskulatur, Großhirnrindenzentren für 523.

Körnchenzellen 117.
Körnerlage des Kleinhirns 57.
Körper und Psyche 597.
Körperstellreflexe 48.
Körpertemperatur im Schlafzustand 606.
— Beeinflussung von der Großhirnrinde aus 565.
Kortiko-bulbäre Bahn 24.
Kortiko-spinale Bahn 21.
Krächzlaute Auslösung von von der Großhirnrinde aus 526.
Kraft von Muskeln unter verschiedenen Bedingungen 427.
Kraftkurven 427.
Kratzreflex 460.
*Krause*sche Grundmembran 224.
Kreatin, Beziehung zum Cholin 357.
— Beziehung zum Muskeltonus 352.
— Stoffwechselprodukt des Muskelgewebes 308.
Kreislauf im Schlafzustand 606, 610.
Kremasterreflex 483.
Kugelgelenk 393.
Kunstbeine 379.
Kunstgriffe zur Auslösung von Eigenreflexen 439.
Kurare, Einfluß auf das elektrische Organ 217.
— Wirkung 278.
Kurarin 279.
Kyphose 409.

L.

Labyrinth, Einfluß auf Eintritt der Totenstarre 246.
Labyrinthstellreflexe 48.
Lähmung, schlaffe 364.
— spastische bzw. paretische 364.
Laktazidogen 308.
— Ab- und Aufbau 309 ff.
— Bildung aus Milchsäure 314.
— Einfluß von Ionen auf seinen Abbau 226.
— Konstitution 309.
Laktazidogenauf-und-abbau, Einfluß von Ionen auf 319.
Lamina chorioidea epithelialis 546.
— corpuscularis 522.
— ganglionaris 522.
— granularis 522.
Lamina infima 522.
— multiformis 522.
— pyramidalis 522.
— zonalis 522.
Längenkurve des Muskels 267.
Längsbündel, hinteres 53, 62.
Längsquerschnittstrom 173.
— Erklärung seiner Entstehung 190.
Latenzzeit 129.
— Abhängigkeit von verschiedenen Einflüssen 277.
— — ihre, von der Form der Reizströme 163.
— bei Ermüdung 275.
— des Muskels 277.
Lateralsklerose, amyotrophische, Verhalten von Reflexen bei 483.
Laufen 420.
Leber und Zentralnervensystem 531, 593.
Leckbewegungen, Auslösung von der Großhirnrinde aus 526.
Leitfähigkeit im Elektrotonus 179.
Leitungsvermögen der Nerven 127.
— doppelsinniges 11, 128.
— — der Muskelfasern 277.
Lendenwirbelsäule, ihre Krümmung 409.
Lidreflex, Reflexzeit 463.
Ligamenta cruciata 390.
Linkshändigkeit 401.
Linkshirnigkeit 401.
Linsenkern, Folgen seiner Zerstörung 69.
Linsenkernschlinge 52.
Liquor cerebrospinalis 536 ff.
— — Abfluß des 549.
— — Austausch 549.
— — Druckschwankungen im 553 ff.
— — Funktionen 548.
— — seine Herkunft 546.
— — seine Menge 548.
— — seine Zusammensetzung 546 ff.
Liquordruck, Durchschnittswerte 557.
— Einfluß der Körper- und Kopfstellung auf 555.
— und seine Veränderungen 553.
*Little*sche Starre 67.
Lobulus ansatus des Kleinhirnes 88.
— — — — Funktion 90.
— ansiformis des Kleinhirnes 88.
— — — — Funktion 90.
Lobulus medianus posterior des Kleinhirnes 88.
— paracentralis 15.
— paramedianus des Kleinhirnes 88.
— simplex des Kleinhirnes 88.
— — — — Funktion 91.
Lobus anterior, Beziehung zu Beugemuskeln 86.
— — des Kleinhirns 87.
— posterior des Kleinhirns 87.
Lordose 409.
Lumballiquorpuls 554.
Lumbalpunktion 554.
Lustgefühle 568.
Lymphscheiden, perivaskuläre 549.
Lymphspalten der kranialen Nerven 549.
Lyra Davidis 578.

M.

*Magendie-Bell*sche Regel 4.
Makakengehirn, sensorische Felder 527.
Malapterurus electricus 213.
Maler, geborene 595.
Markscheide 109.
Massensuggestion 629.
Mechanische Reize zur Prüfung des Elektrotonus 181.
Meerkatzen, Gehirn von 521.
Mehrgelenkige Muskeln 373.
— — Insuffizienz 374.
Menschen ohne Großhirn 602.
Mikroglia 112.
Milchsäure, Kalorien aus 322.
— Bildung im Muskelgewebe 308.
— Gehalt des ruhenden und tätigen Muskels an 310.
— Rolle bei der Muskelkontraktion 236.
Milchsäurebildung und Erregungsströme 262.
Milz, Beeinflussung von der Großhirnrinde aus 565.
Mimik 570.
— Beziehung des Balkens zur 581.
Mineralstoffwechsel im Nervengewebe 123.
Mitbewegungen 65, 382, 418.
Miterregung durch Erregungsströme 204.
Mitläufige Bewegungen 376.
Mittagsschlaf 613.

Mizellartheorie 236.
Molekularlage des Cerebellums 56.
Momentreize 153.
Monophasischer Erregungsstrom 168.
Monakow'sches Bündel 47 ff.
Monoplegia cruralis u. s. w. 17.
Moosfasern des Kleinhirns 58.
Mormyrusarten, elektrische 213.
Motorische Vorderhornzellen 3.
Motorisches Geschehen, Einfluß auf Sinneswahrnehmungen 380, 583.
— Großhirnrindengebiet 15.
Mund, Großhirnrindenzentrum für 524.
Musculus adductor magnus, femoris, Funktion 377.
— azygos uvulae, Wirkung 372.
— bizeps brachii, seine zweifache Wirkung 373.
— biceps femoris, Wirkung 378.
— brachialis, Wirkung auf Ellbogen- und Schultergelenk 371.
— coraco-brachialis, Wirkung auf Ellbogen- und Schultergelenk 371.
— corrugator supercilii, bilaterale Innervation 15.
— deltoideus, verschiedene Wirkung seiner Anteile 368.
— extensor carpi ulnaris, Funktion 381.
— — pollicis longus, mehrgelenkige Sehnen des 373.
— flexor carpi radialis 373.
— — digitorum sublimis, Wirkung 373.
— frontalis, bilaterale Innervation 15.
— gastrocnemius, Wirkung 373.
— levator veli palatini, Wirkung 372.
— masseter, zweifache Wirkung 373.
— obliquus oculi superioris, Wirkung 372.
— obturator internus 372.
— orbicularis oculi, bilaterale Innervation 15.
— pectoralis minor, seine Doppelwirkung 367.
— pterygoideus externus, Wirkung 381.
Musculus rhomboideus, Wirkung 372.
— sartorius, Wirkung 373.
— semitendinosus, mehrgelenkige Muskel 373.
— soleus, Wirkung 373.
— — Funktion 377.
— sternocleidomastoideus, bilaterale Innervation 15.
— — seine mehrfache Wirkung 367.
— supinator brevis, Wirkung 373.
— stylo-glossus, Wirkung 372.
— stylo-pharyngeus, Wirkung 372.
— temporalis, Wirkung 373.
— tensor tympani, Wirkung 372.
— — veli palatini 372.
Muskel, doppelsinniges Leitungsvermögen 277.
— Eigenrhythmus 258.
— Erholungsperiode, energetisches Geschehen in 324.
— Ermüdung 273.
— Erregungsströme des 253.
— Gültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes 269.
— Latenzzeit 277.
— refraktäre Phase 258.
— Exaltationsphase 259.
— Zuckungs- bzw. Längenkurve 267.
Muskelarbeit, Phosphorsäureausscheidung bei 307.
Muskelerschlaffung, ihr Wesen 235.
Muskelfasern, quergestreifte, ihr Bau 219.
Muskelgewebe, Einfluß der Übung auf 426.
— seine Eigenschaften 227 ff.
— im erregten Zustand 305.
— Gehalt an Milchsäure 310.
— Geschehen im in situ befindlichen, während seiner Tätigkeit 316.
— sein Nutzeffekt 334.
— quergestreiftes, doppelte Innervation 353 ff.
— Stoffwechsel des 307.
— thermoelastische Wirkungen 325.
— Tonusinnervation 352.
Muskelhämoglobin 220.
Muskelinnervation, periphere und radikuläre 5.
Muskelkontraktion, auxotonische 284.
— isometrische 282.
Muskelkontraktion, Einfluß verschiedener Stoffe auf 241 ff.
— energetische Vorgänge bei 303.
— Erfolg 266.
— Oberflächenspannungs- und Quellungstheorie 236.
— ihr Wesen 235 ff.
Muskelkraft, absolute 302.
Muskelleistung, größte, bei beginnender Kontraktion 302.
Muskeln, Durchlässigkeit für Ionen bei verschiedenem Zustand 193.
— gefiederte, ihre Arbeitsleistung 427.
— glatte, Art ihrer Reaktion auf Reize 267.
— mehrgelenkige 373.
— quergestreifte, Art ihrer Reaktion auf Reize 267.
— quergestreifte, Leistung der in situ befindlichen 285 ff.
— rote und weiße 223.
— mit zweifacher Wirkung 373.
Muskelreflexe 432.
Muskelspindeln 220.
Muskeltätigkeit, anaërobe Phase 322 ff.
— isotonische und isometrische 230.
Muskelton 262.
Muskelzuckung, Einfluß der Temperatur auf 272.
Muskulatur, Chronaxie 265.
— Gefäßweite der, ihre Abhängigkeit von körperlichem und psychischem Geschehen 567.
— glatte, Chronaxie 265.
— quergestreifte, Chronaxie 265.
— glatte, Latenzzeit der 277.
— — Spannungsentwicklung in 283.
— — Struktur 226.
— — Summation der Zuckungen 294.
— Tetanus 294.
— quergestreifte, 218 ff.
— — ihr Bau 219.
— — Einfluß von Ionen auf ihre Struktur 225 ff.
— — Innervation 1 ff.
— — Latenzzeit der 277.
— — Spannungsentwicklung in 282 ff.
— Verhalten im Schlafzustand 606.
Myelin 111.

Myelitis, Verhalten von Reflexen bei 483.
Myogelose 234.
Myogen 238, 309.
Myogener Tonus 338.
Myohämatin 220.
Myosin 223, 238, 309.
Myotatische Reflexe 343.
Myotome 5.

N.

Nachbewegungen 381.
Nachdehnung beim Muskel 228.
Nachschwankung, positive 175.
Nachtwandler 615.
Nachwirkungen nach Ablauf des erregten Zustandes 196.
Nahrungstrieb 509.
Narkose, langdauernde, Einfluß auf Reflexe 485.
— des Nerven 148.
— Reflexvorgänge bei 476.
— ihr Wesen 202.
Nebennieren, Einfluß auf Ermüdbarkeit von Skelettmuskeln 330, 426.
Negative Schwankung 174.
Negativitätsrückstand 196.
Neocerebellum 87.
Neokinetisches System 423.
Neostatisches System 423.
Nerv, Aussehen nach Polarisation 199, 200.
— — nach Einwirkung von isotonischer KCl- und $CaCl_2$-Lösung 200.
— peripherer Stoffwechsel 121 ff.
— — Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im 132.
Nerven, effektorische 127.
— rezeptorische 127.
— afferente 128.
— efferente 128.
— Ermüdbarkeit 138.
— Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im 127.
— gemischte 3.
— Leitungsvermögen im 127.
Nervenbahnen, Feststellung ihres Verlaufes 42.
Nervenfaser 109.
Nervenfasern, verschiedene Erregbarkeit derselben 162.
Nervenfasern, ihre Isolierung 129, 165.
Nervengewebe, morphologische Veränderungen bei seiner Tätigkeit 124.
— psychische Leistungen 563.
Nervenschwirren 177, 207.
Nervensystem, Stoffwechsel 119 ff.
— Zusammensetzung 119.
— als funktionelle Einheit 588.
Nervenzelle 104.
Nervi intercostales, Beteiligung am Bauchdeckenreflex 483.
Nervus accessorius als Ersatz für den N. facialis 39.
— auricularis magnus, Beziehung zu Fazialisbahnen 5.
— — u. vagi, Beziehung zu Fazialisbahnen 5.
— facialis, Beziehung zu Trigeminus und anderen sensiblen Bahnen 5.
— — Beziehung zum N. oculomotorius 613.
— — ersetzt durch den N. accessorius bzw. hypoglossus 39.
— hypoglossus, Einwachsenlassen in die Bahn des N. lingualis 118.
— — als Ersatz für den N. facialis 39.
— parasympathicus, seine Bedeutung 430.
— — Beziehung zum Muskeltonus 352.
— — Beziehungen zu zerebralen und spinalen Systemen 564 ff.
— — Einfluß auf Erregbarkeit von Geweben 195.
— — Prüfung seines Einflusses auf den Muskeltonus mittels Reizung bzw. Durchschneidung 360.
— — und quergestreifte Muskulatur 353 ff.
— — und Schlaf 622 ff.
— — Vertretung in der Großhirnrinde 565.
— sympathicus, seine Bedeutung 430
— — Beziehung zum Muskeltonus 352.
— — Beziehungen zu zerebralen und spinalen Systemen 564 ff.
Nervus sympathicus, Einfluß auf Erregbarkeit von Geweben 195.
— — Einfluß des Nervengewebes auf 310.
— — Einfluß auf spinale Reflexe 486.
— — Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in 132.
— — Prüfung seines Einflusses auf den Muskeltonus mittels Reizung bzw. Durchschneidung 358.
— — und quergestreifte Muskulatur 353 ff.
— — und Schlaf 622 ff.
— — Vertretung in der Großhirnrinde 565.
— trigeminus, Beziehungen zu Fazialisfasern 4.
— vagus, Eindringenlassen in den Halssympathicus 118.
— vestibularis 44.
— — seine Zusammensetzung 100.
Netzwerk, periterminales 9.
Neugeborene, Reflexe bei 452.
Neurastheniker, Schlaf der 609.
Neuraxon 104.
Neurilemm 110.
Neurit 104.
Neurofibrillen 107.
Neurogalvanische Reaktion 571.
Neurogener Tonus 338.
Neuroglia 112.
Neurokeratin 111.
Neurone 104.
Neuronenlehre 112.
Neuroplasma der Nervenzellen 105.
Nierenfunktion im Schlafzustand 611.
Nikotin, Einfluß auf quergestreifte Muskulatur 357.
*Nissl*sche Körperchen 107.
Nissl-Schollen 109.
Novokain, Wirkung 346.
Nucleus caudatus 46.
— commissurae posterioris 53.
— Darkschewitschi 53.
— dentatus 59.
— fastigii 59.
— gelatinosus 47.
— interstitialis 53.
— medialis anterior 51.
— reticularis dorsalis 47.
— — tegmenti pontis 59.
— ruber 28, 47 ff.

Nucleus ruber, Funktionen 98 ff.
— — und Labyrinth und Körperstellreflexe 99.
— — und Tonus 99.
— supra-opticus 54.
— tecti 59.
Nutzeffekt des Muskelgewebes 334.
Nutzzeit, Beeinflußbarkeit durch Reizstärke 162.
— Einfluß von Temperatur auf 157.
— — — Kalziumion auf 157.
— des elektrischen Reizes 156.
— verschiedener Muskeln 157.
Nystagmus, kalorischer, Einfluß auf Augenbewegungen 525.
— bei Kleinhirnerkrankungen 93.
*Nysten*sche Reihe 247.

O.

Oberflächenkräfte, Einfluß bei der Muskelkontraktion 235.
Oberflächenspannungstheorie der Muskelkontraktion 236.
OH-Ionen, Einfluß auf Erregbarkeit des Nerven 198.
Ohrmuschel, Einfluß der Großhirnrinde auf 523, 524.
Oliva inferior 58. 62.
Ölketten als Modell für den erregten Zustand 189.
Operculum 52.
Organ, elektrisches 213.
Orthopädie, ihre Bedeutung 38.
— ihre Leistungen 379.

P.

*Paccioni*sche Granulationen 549.
Paläocerebellum 87.
Paläokinetisches System 423.
Paläostatisches System 423.
Pallidum 46.
— Folgen bei Störungen im 68.
Parabiose 148.
Parainfundibulares Nervengebiet, Beziehung zum Schlaf 621.
Paralysis agitans 67.
Paraplegia brachialis 25.
— cruralis 25.
— inferior 25.
— superior 25.
Parasympathicus und Schlaf 622 ff.
Parasympathische Zentren 54.
Parasympathisches Nervensystem, seine Verknüpfung mit dem übrigen Nervengewebe 590.
Parkinsonismus 67.
Patellarreflex, gekreuzter 478.
Patellarsehnenreflex 439.
Perimysium 9, 220.
— internum 220.
— externum 220.
Periostreflexe 432.
Periphere Muskelinnervation 5.
Periterminales Netzwerk 9.
— — Bedeutung für Latenzzeit 278.
— — — — Ermüdung 275.
Peritonium internum 222.
Persönliche Gleichung 588.
Persönlicher Fehler 588.
Persönlichkeit 595.
Phosphatide, Beziehung zur Muskelkontraktion 309.
Phosphation, Einfluß auf Muskeltätigkeit 318.
Phosphorsäure, Ausscheidung bei Muskelarbeit 307.
— vermehrte Abgabe im erregten Muskel 193, 305.
Phosphorsäureabgabe durch erregten Muskel 193.
Phosphorstoffwechsel des Nervengewebes 122.
Physikalisch-chemische Reizung des Nerven 147.
Physiologische Kathode 165, 183.
Physostigmin, Starre nach Einwirkung von 348.
Pia mater 534.
Plastischer Tonus 337.
Plexus cervicalis u. s. w. 5.
— chorioidei, Bildungsstätte des Liquor cerebro-spinalis 546.
Polarisation 159.
— und Elektrotonus 178.
Polarisationsstrom 165.
Poliomyelitis anterior acuta 38.
— — Verhalten von Reflexen bei 483.
Positive Nachschwankung 175.
Posthypnotische Suggestion 629.
Primärfeld für Spezialbewegungen 523.
Projektionsfasern 577.
Prothesen 379.
Pseudosklerose, spastische 67.
Psyche, Einfluß auf Arbeitsleistung 425.
— und Inkretionsorgane 571.
— und Körper 597.
Psychische Leistungen des Nervengewebes 562.
Psychogalvanische Reaktion 571.
Psychologie, Bedeutung für den Arzt 573, 630.
Psychomotilität 583.
Punkt, toter 327.
Pupillen im Schlafzustand 613.
*Purkinje*sche Zellen 56, 106.
Putamen 46.
Pyramidenbahn 21.
Pyramidenkreuzung 23.
Pyramidenseitenstrangbahn 23.
Pyramidenvorderstrangbahn 24.
Pyramidenzellen, große 20.

Q.

Quadrizeps-Eigenreflex 439.
Quakreflex 459.
Quaternäre Basen, Einfluß auf Sohlenplatte 279.
Quellungstheorie der Muskelkontraktion 236.
Quergestreifte Muskulatur, doppelte Innervation 353 ff.
— — Tonus der 340 ff.

R.

Radiatio corporis callosi 578.
Radikuläre Muskelinnervation 5.
Raja-Arten, elektrische 213.
*Ranvier*sche Schnürringe 111.
Raummathematiker 595.
Reaktionszeit 586.
Rechenkünstler 595.
Rechtshändigkeit 401.
Reflexbahn 104.

Reflexbogen 13, 104.
Reflexe, Alles-oder-Nichts-Gesetz 463.
— bedingte bzw. assoziative 494.
— — Einfluß von Großhirnrindenanteilen auf 504.
— — ihre Hemmung 496 ff, 502.
— — ihre Ausbildung 498.
— — Einfluß von Kombinationen bedingter Reize auf 501.
— — bei Kindern 505.
— — — Säuglingen 506.
— Definition 448.
— einfache oder zusammengesetzte 456.
— ihre Entwicklung 449.
— gekreuzte 451, 476.
— gemeinsame Strecke 462.
— Hemmungen von 463.
— Irradiation 450.
— myotatische 343.
— refraktäre Phase 462.
— rhythmische 446.
— bei Rückenmarksmenschen 484.
— spinale, Einfluß des Nervus sympathicus auf 486.
— Summation der Reize 461.
— unbedingte 495.
— Verhalten bei Hemiplegie 29.
— willkürliche Unterdrückung von 464.
Reflexerregbarkeit im Schlafzustand 612.
Reflexkrampf 456.
Reflexsystem 104.
Reflextonus 343.
Reflexumkehr 478.
Reflexvorgang, Einfluß der Reizstärke auf 463.
Reflexvorgänge 104, 429 ff.
— Abbau von solchen 453 ff.
— ihr erstes Auftreten 449.
— Bedeutung 514.
— energetisches Geschehen bei 513.
Reflexzeit 133, 463.
— rohe oder reine beim Eigenreflex 434.
Reflexzentren 104.
— Ermüdbarkeit der 489.
— ihre Funktion 488.
— Empfindlichkeit gegen Sauerstoffmangel 489.
Refraktäre Phase, Bedeutung bei Reflexvorgängen 461 ff.
— — Dauer der absoluten 472.
— — — — relativen 472.
Refraktäre Phase im Muskel 258.
Refraktärer Zustand 137.
Refraktärperiode, relative und absolute, bei Eigenreflexen 438.
Refraktärstadium bei Ermüdung 275.
Regeneration des Muskelgewebes 365.
— von Nervenfasern 118 ff.
Regio frontalis 550.
— — ihr Verhältnis zur Großhirnrinde bei verschiedenen Organismen 560.
— — Folgen nach ihrer Entfernung 561.
Reibungskräfte, Einfluß auf Bewegungsverlauf 385.
Reiz, mechanischer 144.
Reize, unterschwellige 153.
— schwellige 153.
— Summation 170.
— überschwellige 153.
Reizstärke, Einfluß auf Nutzzeit 162.
Reizübertragung, irreziproke 11.
Reizung von Nerven 144.
— — — chemische 147.
— — — elektrische 148.
— — — mechanische 144.
— — — physikalisch-chemische 147.
— — — thermische 147.
Reizversuche am Nerven 144.
Resistenz des Muskelgewebes 234.
Respiratorische Druckschwankungen des Liquors 554.
Restitutionswärme, anaërobe 326.
Rezeptorische Nerven 127.
Reziproke Innervation 29.
Rhodanide, Einfluß auf quergestreifte Muskulatur 357.
Rhythmische Reflexe 446.
Rhythmus, Einfluß auf Arbeitsleistung 425.
Richtung des Reizstromes, Einfluß auf Erfolg beim Muskel 266.
Riesenpyramidenzelle 106, 108.
Rigor 348.
— mortis 246.
Rindenepilepsie, *Huglings-Jacksons*sche 18.
Rindengrau, Verhältnis zur Gesamtmasse der Rindenzellen 576.
Ringwanderungen 402.
Rochenarten, elektrische 213.
Rohrzuckermuskel, Wiederherstellung seiner Erregbarkeit 173.
Rote Muskeln 223.
— — Art ihrer Reaktion auf Reize 267.
— — Latenzzeit der 277.
— — Reizfrequenz und Tetanus 289.
— — Totenstarre, bei 246.
— — Zuckungsverlauf 351.
— — Zusammensetzung 308.
Roter Kern der Haube 28.
— — Funktionen 98 ff.
— — und Labyrinth- und Körperstellreflexe 99.
— — und Tonus 99.
Rückenmark, seine Bedeutung bei Reflexvorgängen 457.
— Stoffwechsel 121 ff.
Rückenmarksmenschen, Beobachtungen an 484.
Rückenmarksseele 449.
Rückenmarkstier, Bewegungsvorgänge bei 475 ff.
Rückläufige Sensibilität 4.
Rückschlag, elastischer 380.
Rückschlagsbeugung 477.
Rückschlagszuckung 477.
Rückstoßzuckung 30.
Rudersport, toter Punkt beim 327.
Ruhestrom 173.
— Erklärung seiner Entstehung 190.
Rumpfmuskeln, bilaterale Innervation 15.
Rumpfmuskulaturzentrum 21.

S.

Salzlösungen, Einfluß auf elektrisches Verhalten von Geweben 172 ff.
Sarkolemmhülle 219.
Sarkoplasma 219.
— als Tonussubstrat 350.
Sarkosomen 220.
Sattelgelenk 392.
Sauerstoffdefizit bei angestrengter Arbeit 327.
Säugling, unbedingte Reflexe beim 506.
Saugreflex beim Foetus 450.
Säurekontraktion von Muskeln 241.

Säuren, Einfluß auf Muskeln 241.
Schädelhöhle, Blutzufuhr nach der 538.
— — — — im Schlafzustand 611.
Scharniergelenk 389.
Scheitellappen, Funktionen 559.
Schlaf 605.
Schlafbedürfnis 624.
— Abhängigkeit vom Alter 624.
Schlafbereitschaft. 611.
Schläfenlappen, Funktionen 559.
Schlafmittel 625.
Schlaftiefe 607.
Schlaftiefenkurve 607.
Schlaftypen 608.
Schlafverlauf 607 ff.
Schlafsteuerungszentrum 620.
Schlafzustand 606.
— körperliche Erscheinungen und 606 ff.
— als innere Hemmung 616 ff.
— sein Wesen 616 ff.
Schleimbeutel 222.
Schleuderzuckungen 285.
Schließungstetanus 154.
Schluckbewegungen, Auslösung von der Großhirnrinde aus 526.
Schluckreflex beim Foetus 450.
Schlundmuskeln, bilaterale Innervation 15.
— Zentrum 21, 524.
Schmatzbewegungen, Auslösung von der Großhirnrinde aus 526.
Schnellschritt 420.
Schrauben-Scharniergelenk 389.
Schreckreflex 65.
Schrittdauer 417.
Schrittlänge 417.
Schulterzentrum 21.
Schüttelfrost 446.
Schwankung, negative 174.
*Schwann*sche Scheide 110.
— Zellen, ihre Funktionen 117.
Schweißdrüsen, Verhalten im Schlafzustand 612.
Schwellenreiz 153.
Schwerpunkt, Lage des Kopfes 410.
— — — von Kopf, Rumpf und Armen 411.
— — — von Kopf, Rumpf, Arme und Oberschenkel 411.
Schwerpunkt, Lage Kopfes, des ganzen Körpers 411.
— des Körpers, seine Bestimmung 407 ff.
— — — Verhalten beim Gehen 418.
Schwimmen 420.
Schwindelerscheinungen bei Kleinhirnerkrankungen 93.
Schwingbein 415.
Second wind 327.
Sehne, ihr Bau 221.
Sehnenreflexe 31, 432.
Sehnenscheide 222.
Sehnenverpflanzung 38, 379.
Sekretionsorgane im Schlafzustand 611.
Sekundärer Tetanus 176.
Sekundärfeld für Spezialbewegungen 523.
Sensibilität, rückläufige 4.
Sensomotilität 12.
— Beziehung der Eigenreflexe zu 445.
Sensorische Großhirnrindenfelder, ihre Abgrenzung mittels Strychnins 527.
Sesambeine 222.
Shock 458.
Simultane Induktion 35.
Singultus, Auslösung von der Großhirnrinde aus 526.
Sinneswahrnehmungen, Einfluß von motorischem Geschehen auf 380, 583.
Sinus alae parvae 533.
— cavernosus 533.
— circularis Ridleyi 534.
— durae matris 533, 544.
— longitudinalis superior 543.
— occipitalis 544.
— petrosus 544.
— — inferior 534.
— — superior 534.
— transversus 533, 544.
— rectus 533, 544.
— sagittalis inferior 533.
— — superior 533.
— tentorii 544.
Sitzlage 414.
Skandieren nach Störungen im Balkengebiet 581.
Skelettmuskeln, doppelte Innervation 353.
— dreifache Innervation 360.
— ihr Bau 219.
— ihre Funktionen in situ 366.
— Leistungen 285.
— im Schlafzustand 606.
Sklerose, multiple, Verhalten von Reflexen bei 483.
Skoliose 409.
Sohlenplatte 9.
— Affinität zu Cholin 357.
— Bedeutung für Latenzzeit 278.
— — für Ermüdung 275.
— Reizstoffbildung 212.
Spalte, subfasziale 222.
Spannungsänderungen im Muskel 282.
Spannungszuwachs beim Skelettmuskel 286.
Spasmus 29.
Spastische Spinal-Lateralsklerose 233.
— Spinalparalyse 28, 233.
Spatium hyparachnoidale 536.
— subarachnoidale 536.
— subdurale 535.
Speicheldrüsenreflex 494 ff.
Sperrtonus 349.
Sperrung von Muskeln 337.
Spezialbewegungen, Primärfeld für 523.
— Sekundärfeld 523.
Sphingomyelin 119.
Spinal-Lateralsklerose, spastische 233.
Spinalparalyse, spastische 28, 233.
Spirogyren, Durchlässigkeit für Farbstoffe bei verschiedenem Zustand 193.
Spongiosa 398.
Sport, Arbeitsleistung beim 329.
Sprachfunktion, Bedeutung des Balkens für 581.
Sprachstörungen bei Kleinhirnerkrankungen 93.
Springen 420.
Sprunggelenk, Feststellung im 411.
Sprungreflex 485.
Spurenreflexe 506.
Starre nach Enthirnung 99, 344.
— katatonische 348.
— kataleptische 628.
Stehen, aufrechtes 406.
— Reflexvorgänge bei 475 ff.
Stickstoffstoffwechsel des Nervengewebes 122.
Stimmungen 595.
Stirnhirn 47, 50.
— Ataxie 96.
— Beziehung zu Instinkten 510.
— Folgen nach seiner Abtragung 561.
— seine Funktionen 558 ff.

Stirnhirn, Störungen im, beim Menschen, ihre Folgen 562.
— Vorbeizeigen 96.
Stoffwechsel im Schlafzustand 606.
Strecke, gemeinsame, in Reflexsystemen 462.
Streckreflex, direkter 476.
— gekreuzter 476.
Striatum 46.
— Folgen seiner Entfernung 69.
— Folgen von Veränderungen im 67.
Strio-fugale Bahn 46.
Stromdichte, ihre Bedeutung als Reiz 151.
Stromstöße 153.
Strychnin, Einfluß auf Eigenreflexe 444.
— Einfluß auf Erregbarkeit 489.
— als Mittel zur Abgrenzung sensorischer Rindenzonen 18, 527.
Stützbein 415.
Subfasziale Spalte 222.
Substantia nigra Soemmeringi 46, 52, 53.
— — — Folgen ihrer Entartung 68.
— reticularis grisea 100.
Suggestionen 625.
Sukzessive Induktion 35.
Summation der Muskelzuckungen 288.
— isometrischer Zuckungen 291.
— isotonischer Muskelzuckungen 287.
— der Reize 170.
— — — Fehlen bei Eigenreflexen 444.
— — — beim Kratzreflex 461.
Superposition der Muskelzuckungen 288.
Supraduralraum 556.
Sympathische Zentren 54.
Sympathisches Nervensystem, seine Verknüpfung mit dem übrigen Nervengewebe 590.
Sympathicus und Schlaf 623.
Synapse 490.
Synergisten 368.
— Kontrolle ihrer Tätigkeit 383.
Synthese, als Forschungsmethode 598.
Syringomyelie, Verhalten von Reflexen bei 483.

T.

Tabes dorsalis 32.
— — Verhalten von Reflexen bei 483.
Talente 573, 595.
Taschenkrebs 114.
Tauben, großhirnlose, Stoffwechsel der 569.
Teichmuschel, Verhalten ihres Schließmuskels 232.
Teilschlafzustand 614.
Teilwachzustand 614.
Tela chorioidea ventriculi tertii 546.
Temperament 595.
Temperatur, Beeinflussung von der Großhirnrinde aus 565.
— Einfluß auf Muskelzuckung 272.
— — — Rhythmus der Entladung des elektrischen Organes 216.
Temperaturregel, Gültigkeit bei Muskelzuckung 272.
Tentorium cerebelli 533.
Tertiärfeld der Großhirnrinde für Bewegungen 523.
Tetanus 262, 287, 288.
— seine Beschaffenheit 252.
— isometrischer 293.
— sekundärer 176.
— unvollkommener 289.
— vollkommener 289.
— Wärmeentwicklung bei 325.
Tetanustoxin, Einfluß auf Muskulatur 233.
— Einfluß auf Tonus 346.
Tetrahydro-β-naphthylamin, Starre nach Einwirkung von 348.
Thalamus 44, 81, 98, 101. 531.
Thalamusgebiet 52.
Thalamustiere 16.
Thermische Reizung von Nerven 146.
— — des Muskelgewebes 244.
Thermoelastische Wirkungen bem Muskel 325.
Thermoelektrische Methode zur Erforschung der Muskelkontraktion 303.
Thermosäule 324.
Thymus, Einfluß auf Ermüdbarkeit von Skelettmuskeln 426.
Tiere ohne Großhirn 601.
Tierische Hypnose 632.
Tonus der Muskulatur 231.
— der glatten Muskulatur 335.
— der quergestreiften Muskulatur 340 ff.
— des quergestreiften Muskels, Innervation des 352.
— Einfluß auf den Eintritt der Totenstarre 246.
— kontraktiler 350.
— myogener 338.
— neurogener 338.
— plastischer 337.
— und roter Haubenkern 99.
Topographie der Großhirnrinde 517.
Torpedo marmorata 213.
— occidentalis 213.
— ocellata 213.
Torsionselastizität beim Muskelgewebe 227.
Totenstarre 246.
— kataleptische 247.
— Lösung 249.
Toter Punkt 327.
Totstellreflex 632.
Tractus bulbo-cerebellaris 51.
— cerebello-bulbaris 62.
— cerebello-tegmentalis mesencephali 60.
— — pontis 59.
— cerebello-thalamicus 60.
— corticis ad pontem 58.
— cortico-bulbaris 24.
— cortico-cerebellaris 51.
— cortico-spinalis 21.
— — anterior 24.
— — lateralis 23.
— fastigio-bulbaris 62, 86.
— olivo-cerebellaris 58.
— ponto-cerebellaris 50, 51.
— rubro-spinalis 28, 47 ff.
— rubro-thalamicus 60.
— spino-cerebellaris dorsalis 61.
— spino-cerebellaris ventralis 61.
— supraoptico-hypophyseus 54.
— tectospinalis 47.
— thalamo-olivaris 58.
— uncinatus 62.
— vestibulo-spinalis 62, 100.
Tradescantia, Durchlässigkeit für Salze bei verschiedenem Zustand 193.
Tragerekord 338.
Trägheitskräfte, Einfluß auf Bewegungsverlauf 386.
Trainieren, Einfluß auf Muskelgewebe 426.

Tränendrüsen, Verhalten beim Schlaf 611.
Trapezius, bilaterale Innervation 15.
Traum 615.
Tremor 383.
Treppe, Erscheinung der, bei wiederholter Reizung des Muskels 274.
Trieb zur Nahrungsaufnahme 509.
— sexueller 509.
Triebe 595.
Triebleben 571.
Trocho-ginglymus 390.
Tuber cinereum und Schlafzentrum 621.

U.

Überermüdung 606.
Überlastungskontraktion 284.
Übung, Einfluß auf Arbeitsleistung 424.
— Einfluß auf Milchsäurebeseitigung 327.
— und Ermüdung 331.
Unlustgefühle 568.
Unterbewußtsein, Probleme des 448.
Unterstützungsfläche beim Stehen 406.
Unvollkommener Tetanus 289.
Ureter, Verhalten von Kontraktionswellen 296.
Uterus, Beeinflussung von der Großhirnrinde aus 566.

V.

Vasomotorenzentrum, besonderes für Gehirngefäße 544.
Vena magna Galeni 533, 544.
Venae vertebrales 544.
Venenplexus, epidurale 553.
Veratrin, Einfluß auf Muskelkontraktion 353.
Verbalsuggestion 627.
Verdauungsdrüsen, Beeinflussung ihrer Sekretion von der Großhirnrinde aus 565.
Verdauungskanal, Muskulatur des, ihre Beeinflussung von der Großhirnrinde aus 565.
Verkürzung, tonische 260, 441.
Verkürzungsrückstand bei der Ermüdung 275.
Verletzungsstrom 173.
Versteifung 233.
— von Gelenken 65, 368.
— von Muskeln 337.
Vielgelenkige Muskeln 373.
— — Insuffizienz von 374.
Vibration, Hervorrufung von Kloni durch 446.
Vögel, bedingte Reflexe bei 505.
Vollkommener Tetanus 289.
Vorbeizeigen 95.
Vorderarmperiostreflex 434, 442.
Vordere Wurzel 3.
Vorderhornzellen, motorische 3, 105, 107, 109.
Vorstellung eines Bewegungsvorganges, Einfluß auf Muskeln 260.

W.

Wachsteuerungszentrum 620.
Wachzustand 612 ff.
— verlängerter 613.
*Walter*sches Gesetz 116.
Wärme, Einfluß auf Muskelkontraktion 244.
Wärmebildung initiale 326.
Wärmeentwicklung bei Muskeltätigkeit 325.
Wärmestarre 244.
Weiße Muskeln 223.
— — Art ihrer Reaktion auf Reize 267.
— — Latenzzeit der 277.
— — Reizfrequenz und Tetanus 289.
— — Totenstarre bei 246.
— — Zuckungsverlauf der 351.
— — Zusammensetzung 308.
Wille 141.
Willensimpuls 14.
Wind, second 327.
Winterschläfer 605.
Wirbelsäule, Feststellung der 410.
— ihre Formung 409.
— Großhirnrindenzentrum für 523.
Wirkungsgrad des Muskelgewebes 334.
Wischreflex 459.
Wulst, idiomuskulärer 294.
Wurzel, vordere 3.

Z.

Zahlengedächtnis 595.
Zähneklappern 446.
Zeichner, geborene 595.
Zeigeversuch 95.
Zeitquotient 159.
Zeitreize 153.
Zellgrenzschichten, ihre Veränderungen im erregten Zustand 193 ff.
Zellsäulen, motorische des Rückenmarks 6.
Zentralnervensystem und Leber 531.
Zentralwindung, vordere 15.
Zerebroside 119.
Zerebrospinalflüssigkeit 536.
Zisternen 536.
Zitteraal 213.
Zittern bei Kleinhirnerkrankungen 93.
Zitterrochen 213.
Zitterwels 213.
Zona compacta der Substantia nigra 46.
— reticulata der Substantia nigra 46.
Zwangsbewegungen bei Kleinhirnerkrankungen 93.
— nach Kleinhirnexstirpation 74.
Zwangshaltungen bei Kleinhirnerkrankungen 93.
Zweigelenkige Muskeln 373.
Zwerchfell, ohne Eigenreflexe 432.
Zwischenhirn 54.
Zuckung ohne Metalle 149.
Zuckungskurve des Muskels 267.
Zuckungsregel *(Eckard-Pflüger)* 186.
Zugelastizität beim Muskelgewebe 227.
Zugfestigkeit des Muskelgewebes 234.
Zunge, Eupraxie der 581.
— Großhirnrindenzentrum für 524.
Zungenzentrum 21.

LANE MEDICAL LIBRARY

To avoid fine, this book should be returned on or before the date last stamped below.

6 29

OCT 10 1930

JAN -2 193

AUG 24 1932

OCT 6 - 1973

F34 A13 v.4 1927
Abderhalden, E.
Lehrbuch der Physiologie.
67094

NAME

DATE DUE

Schlossmann
Hunger Bauer II
Carl M. Lipschütz
Ehrlich
R. V. Schubert Path
i 235

FEB 25
DEC 19 1930
JAN 12 1931
AUG 24 1932
OCT 6 1973

HERMANN SCHEISE WIEN
XII., MARKGRAFGASSE 34.